Postverlagsort Berlin

ZEITSCHRIFT
FÜR
VERGLEICHENDE PHYSIOLOGIE

BEGRÜNDET VON

K. v. FRISCH UND A. KÜHN

HERAUSGEGEBEN VON

K. v. FRISCH
MÜNCHEN

E. v. HOLST
SEEWIESEN/OBB.

H. H. WEBER
HEIDELBERG

43. BAND, 5. HEFT

MIT 40 TEXTABBILDUNGEN

(ABGESCHLOSSEN AM 7. OKTOBER 1960)

SPRINGER-VERLAG
BERLIN · GÖTTINGEN · HEIDELBERG
1960

Z. vergl. Physiol.

Preis DM 26.80

Zeitschrift für vergleichende Physiologie

Begründet 1924 von K. von Frisch und A. Kühn. Band 1—29 (1934) unter dem Titel: „Zeitschrift für wissenschaftliche Biologie", Abt. C: Zeitschrift für vergleichende Physiologie. Berlin, Springer.

Die **„Zeitschrift für vergleichende Physiologie"** steht offen Originalarbeiten aus dem Gesamtgebiet der allgemeinen Physiologie und speziellen Tierphysiologie, soweit die Ergebnisse als Bausteine zu einer vergleichenden Physiologie gewertet werden können.

Die Zeitschrift erscheint zur Ermöglichung rascher Veröffentlichung nach Maßgabe des eingehenden Materials zwanglos, in einzeln berechneten Heften, die zu Bänden vereinigt werden.

Die Arbeiten können in deutscher, englischer, französischer oder italienischer Sprache abgefaßt sein.

Manuskripte nehmen entgegen:

Professor Dr. K. von Frisch, München 9, Über der Klause 10,

Professor Dr. E. von Holst, Max-Planck-Institut für Verhaltensphysiologie, Seewiesen/Obb. über Starnberg,

Professor Dr. H. H. Weber, Institut für Physiologie im Max-Planck-Institut für Med. Forschung, Heidelberg, Jahnstraße 29.

Der Autor erhält einen Unkostenersatz von DM 20.— für den 16seitigen Druckbogen, jedoch im Höchstfalle DM 60.— für eine Arbeit.

Grundsätzlich dürfen nur Arbeiten eingereicht werden, die vorher weder im Inland noch im Ausland veröffentlicht worden sind. Der Autor verpflichtet sich, sie auch nachträglich nicht an anderer Stelle zu publizieren. Mit der Annahme des Manuskriptes und seiner Veröffentlichung durch den Verlag geht das Verlagsrecht für alle Sprachen und Länder einschließlich des Rechts der fotomechanischen Wiedergabe oder einer sonstigen Vervielfältigung an den Verlag über. Jedoch wird gewerblichen Unternehmen für den innerbetrieblichen Gebrauch nach Maßgabe des zwischen dem Börsenverein des Deutschen Buchhandels e. V. und dem Bundesverband der Deutschen Industrie abgeschlossenen Rahmenabkommens die Anfertigung einer fotomechanischen Vervielfältigung gestattet. Wenn für diese Zeitschrift kein Pauschalabkommen mit dem Verlag vereinbart worden ist, ist eine Wertmarke im Betrage von DM 0.30 pro Seite zu verwenden. *Der Verlag läßt diese Beträge den Autorenverbänden zufließen.*

Die Mitarbeiter erhalten von ihrer Arbeit zusammen 40 Sonderdrucke unentgeltlich.

Bei Arbeiten aus Instituten ist eine Erklärung des Direktors oder eines Abteilungsleiters beizufügen, daß er mit der Publikation der Arbeit aus dem Institut bzw. der Abteilung einverstanden ist und den Verfasser auf die Aufnahmebedingungen aufmerksam gemacht hat.

Im Interesse der unbedingt gebotenen Sparsamkeit wollen die Herren Verfasser auf knappste Fassung ihrer Arbeiten und Beschränkung des Abbildungsmaterials auf das unbedingt erforderliche Maß bedacht sein.

Aufnahmebedingungen siehe 3. Umschlagseite.

Springer-Verlag

Heidelberg
Neuenheimer Landstraße 28—30
Fernsprecher 27901

Berlin-Wilmersdorf
Heidelberger Platz 3
Fernsprecher 830301

---

43. Band — **Inhaltsverzeichnis** — 5. Heft

Seite

AUFSESS, A. v., Geruchliche Nahorientierung der Biene bei entomophilen und ornithophilen Blüten. Mit 8 Textabbildungen 469

SCHNEIDER, H., und A. D. HASLER, Laute und Lauterzeugung beim Süßwassertrommler *Aplodinotus grunniens* Rafinesque (Sciaenidae, Pisces). Mit 8 Textabbildungen 499

STIEVE, H., Die spektrale Empfindlichkeitskurve des Auges von *Eupagurus bernhardus* L. Mit 2 Textabbildungen 518

MESKE, CH., Schallreaktionen von *Lithobius forficatus* L. (Chilopoden). Mit 1 Textabbildung 526

MORI, Y., J. MATSUMOTO and T. HAMA, On the properties of cyprino-pourpre A 2, a pterin isolated from the skin of cyprinidae, and its relation to ichthyopterin or 7-hydroxybiopterin. With 5 Figures in the Text 531

HOFFMANN, K., Versuche zur Analyse der Tagesperiodik. I. Der Einfluß der Lichtintensität. Mit 16 Textabbildungen 544

Die Wiedergabe von Gebrauchsnamen, Handelsnamen, Warenbezeichnungen usw. in dieser Zeitschrift berechtigt auch ohne besondere Kennzeichnung nicht zu der Annahme, daß solche Namen im Sinn der Warenzeichen- und Markenschutz-Gesetzgebung als frei zu betrachten wären und daher von jedermann benutzt werden dürften.

Zeitschrift für vergleichende Physiologie, 43, 469—498 (1960)

Aus dem Zoologischen Institut der Universität München

GERUCHLICHE NAHORIENTIERUNG DER BIENE BEI ENTOMOPHILEN UND ORNITHOPHILEN BLÜTEN*

Von

ALEXANDRA v. AUFSESS

Mit 8 Textabbildungen

(Eingegangen am 12. Mai 1960)

Inhaltsverzeichnis

Seite

Einleitung 469
1. Hauptteil: Prüfung der Blüten auf Duftunterschiede mit Hilfe der menschlichen Nase 471
Methode 471
A. Blüten mit ultraviolettem Saftmal 471
B. Blüten ohne Saftmal 474
C. Blüten mit sichtbarem Saftmal 476
D. Blüten, die noch nicht auf UV-Reflexionen untersucht sind . . . 477
E. Ornithophile Blüten 478
F. Versuche mit Pollen 481
2. Hauptteil: Prüfung der Blüten auf Duftunterschiede im Experiment mit Bienen 486
Methode 486
Dressurversuche 488
A. Blüten mit ultraviolettem Saftmal 488
B. Blüten ohne Saftmal 489
C. Blüten mit sichtbarem Saftmal 490
D. Blüten, die noch nicht auf UV-Reflexionen untersucht sind . . . 491
E. Ornithophile Blüten 491
F. Prüfung des Pollenduftes mit Bienen 493
Diskussion der Ergebnisse 494
Zusammenfassung 497
Literatur 498

Einleitung

Es ist schon lange bekannt, daß beim Blütenbesuch der Honigbiene der Duft der Blumen neben der Farbe eine große Rolle spielt. Die Ausbildung eigener Farbmuster (Saftmale) einer Blüte hat die Bedeutung, der Biene den Weg zur Nektarquelle zu weisen (SPRENGEL 1793). Ob sich diese optisch begrenzten Farbmale auch geruchlich vom übrigen Teil des Blütenblattes unterscheiden, untersuchte M. HUBER an 68 Blütenarten (1943). Sie fand dabei, daß für den menschlichen Geruchssinn Duftunterschiede an den verschiedenen Blütenteilen bestehen. Obwohl nach v. FRISCH (1919) der Geruchssinn der Bienen dem menschlichen

* Dissertation der Naturwissenschaftlichen Fakultät der Universität München.

Zeitschrift für vergleichende Physiologie

Begründet 1924 von K. von Frisch und A. Kühn. Band 1—29 (1934) unter dem Titel: „Zeitschrift für wissenschaftliche Biologie", Abt. C: Zeitschrift für vergleichende Physiologie. Berlin, Springer.

Die **„Zeitschrift für vergleichende Physiologie"** steht offen Originalarbeiten aus dem Gesamtgebiet der allgemeinen Physiologie und speziellen Tierphysiologie, soweit die Ergebnisse als Bausteine zu einer vergleichenden Physiologie gewertet werden können.

Die Zeitschrift erscheint zur Ermöglichung rascher Veröffentlichung nach Maßgabe des eingehenden Materials zwanglos, in einzeln berechneten Heften, die zu Bänden vereinigt werden.

Die Arbeiten können in deutscher, englischer, französischer oder italienischer Sprache abgefaßt sein.

Manuskripte nehmen entgegen:

Professor Dr. K. von Frisch, München 9, Über der Klause 10,

Professor Dr. E. von Holst, Max-Planck-Institut für Verhaltensphysiologie, Seewiesen/Obb. über Starnberg,

Professor Dr. H. H. Weber, Institut für Physiologie im Max-Planck-Institut für Med. Forschung, Heidelberg, Jahnstraße 29.

Der Autor erhält einen Unkostenersatz von DM 20.— für den 16seitigen Druckbogen, jedoch im Höchstfalle DM 60.— für eine Arbeit.

Grundsätzlich dürfen nur Arbeiten eingereicht werden, die vorher weder im Inland noch im Ausland veröffentlicht worden sind. Der Autor verpflichtet sich, sie auch nachträglich nicht an anderer Stelle zu publizieren. Mit der Annahme des Manuskriptes und seiner Veröffentlichung durch den Verlag geht das Verlagsrecht für alle Sprachen und Länder einschließlich des Rechts der fotomechanischen Wiedergabe oder einer sonstigen Vervielfältigung an den Verlag über. Jedoch wird gewerblichen Unternehmen für den innerbetrieblichen Gebrauch nach Maßgabe des zwischen dem Börsenverein des Deutschen Buchhandels e. V. und dem Bundesverband der Deutschen Industrie abgeschlossenen Rahmenabkommens die Anfertigung einer fotomechanischen Vervielfältigung gestattet. Wenn für diese Zeitschrift kein Pauschalabkommen mit dem Verlag vereinbart worden ist, ist eine Wertmarke im Betrage von DM 0.30 pro Seite zu verwenden. *Der Verlag läßt diese Beträge den Autorenverbänden zufließen.*

Die Mitarbeiter erhalten von ihrer Arbeit zusammen 40 Sonderdrucke unentgeltlich.

Bei Arbeiten aus Instituten ist eine Erklärung des Direktors oder eines Abteilungsleiters beizufügen, daß er mit der Publikation der Arbeit aus dem Institut bzw. der Abteilung einverstanden ist und den Verfasser auf die Aufnahmebedingungen aufmerksam gemacht hat.

Im Interesse der unbedingt gebotenen Sparsamkeit wollen die Herren Verfasser auf knappste Fassung ihrer Arbeiten und Beschränkung des Abbildungsmaterials auf das unbedingt erforderliche Maß bedacht sein.

Aufnahmebedingungen siehe 3. Umschlagseite.

Springer-Verlag

Heidelberg
Neuenheimer Landstraße 28—30
Fernsprecher 27901

Berlin-Wilmersdorf
Heidelberger Platz 3
Fernsprecher 830301

43. Band — Inhaltsverzeichnis — 5. Heft

Seite

Aufsess, A. v., Geruchliche Nahorientierung der Biene bei entomophilen und ornithophilen Blüten. Mit 8 Textabbildungen 469

Schneider, H., und A. D. Hasler, Laute und Lauterzeugung beim Süßwassertrommler *Aplodinotus grunniens* Rafinesque (Sciaenidae, Pisces). Mit 8 Textabbildungen 499

Stieve, H., Die spektrale Empfindlichkeitskurve des Auges von *Eupagurus bernhardus* L. Mit 2 Textabbildungen 518

Meske, Ch., Schallreaktionen von *Lithobius forficatus* L. (Chilopoden). Mit 1 Textabbildung 526

Mori, Y., J. Matsumoto and T. Hama, On the properties of cyprino-pourpre A 2, a pterin isolated from the skin of cyprinidae, and its relation to ichthyopterin or 7-hydroxybiopterin. With 5 Figures in the Text 531

Hoffmann, K., Versuche zur Analyse der Tagesperiodik. I. Der Einfluß der Lichtintensität. Mit 16 Textabbildungen 544

Die Wiedergabe von Gebrauchsnamen, Handelsnamen, Warenbezeichnungen usw. in dieser Zeitschrift berechtigt auch ohne besondere Kennzeichnung nicht zu der Annahme, daß solche Namen im Sinn der Warenzeichen- und Markenschutz-Gesetzgebung als frei zu betrachten wären und daher von jedermann benutzt werden dürften.

Zeitschrift für vergleichende Physiologie, 43, 469—498 (1960)

Aus dem Zoologischen Institut der Universität München

GERUCHLICHE NAHORIENTIERUNG DER BIENE BEI ENTOMOPHILEN UND ORNITHOPHILEN BLÜTEN*

Von

ALEXANDRA v. AUFSESS

Mit 8 Textabbildungen

(Eingegangen am 12. Mai 1960)

Inhaltsverzeichnis

Seite

Einleitung 469
1. Hauptteil: Prüfung der Blüten auf Duftunterschiede mit Hilfe der menschlichen Nase 471
Methode 471
A. Blüten mit ultraviolettem Saftmal 471
B. Blüten ohne Saftmal 474
C. Blüten mit sichtbarem Saftmal 476
D. Blüten, die noch nicht auf UV-Reflexionen untersucht sind . . . 477
E. Ornithophile Blüten 478
F. Versuche mit Pollen 481
2. Hauptteil: Prüfung der Blüten auf Duftunterschiede im Experiment mit Bienen 486
Methode 486
Dressurversuche 488
A. Blüten mit ultraviolettem Saftmal 488
B. Blüten ohne Saftmal 489
C. Blüten mit sichtbarem Saftmal 490
D. Blüten, die noch nicht auf UV-Reflexionen untersucht sind . . . 491
E. Ornithophile Blüten 491
F. Prüfung des Pollenduftes mit Bienen 493
Diskussion der Ergebnisse 494
Zusammenfassung 497
Literatur 498

Einleitung

Es ist schon lange bekannt, daß beim Blütenbesuch der Honigbiene der Duft der Blumen neben der Farbe eine große Rolle spielt. Die Ausbildung eigener Farbmuster (Saftmale) einer Blüte hat die Bedeutung, der Biene den Weg zur Nektarquelle zu weisen (SPRENGEL 1793). Ob sich diese optisch begrenzten Farbmale auch geruchlich vom übrigen Teil des Blütenblattes unterscheiden, untersuchte M. HUBER an 68 Blütenarten (1943). Sie fand dabei, daß für den menschlichen Geruchssinn Duftunterschiede an den verschiedenen Blütenteilen bestehen. Obwohl nach v. FRISCH (1919) der Geruchssinn der Bienen dem menschlichen

* Dissertation der Naturwissenschaftlichen Fakultät der Universität München.

Riechvermögen sowohl in qualitativer als auch in quantitativer Hinsicht ziemlich ähnelt, war es notwendig, die Ergebnisse M. HUBERs durch Bienenversuche zu überprüfen. TH. LEX (1954) führte solche Versuche durch, wobei es sich ergab, daß Duftunterschiede zwischen den Basalteilen (Saftmalen) und den Außenteilen der Blütenblätter tatsächlich auch für das Geruchsorgan der Bienen vorhanden sind. Die Anordnung der Sinnesorgane an den frei beweglichen Antennen erleichtert dabei eine Lokalisierung der Duftquellen (FOREL's topochemischer Geruchssinn, 1910).

Nachdem RICHTMYER (1923) bei vielen Blüten UV-Reflexionen gefunden hatte, fand K. DAUMER[1] (1956), daß diese ultravioletten Muster tatsächlich meist dort auftreten, wo bei anderen Blüten der Weg zum Nektar durch sichtbare Flecken gekennzeichnet ist, und daß sie bei der Nahorientierung eine wichtige Rolle spielen. Es handelt sich bei diesen „ultravioletten Saftmalen" nicht um Bezirke, die besonders viel UV reflektieren, sondern gerade umgekehrt um UV-freie Stellen auf UV-reflektierenden Blütenblättern (DAUMER 1958).

Im ersten Teil meiner Arbeit untersuchte ich nun, ob auch die UV-freien Flecken an der Blütenblattbasis, also für uns unsichtbare Saftmale, einen qualitativ oder quantitativ anderen Duft als die UV-reflektierenden Außenteile der Blütenblätter aufweisen. Eine weitere Hauptaufgabe war die Suche nach Duftmalen bei Blüten, die keinerlei optische, auch nicht ultraviolette Muster besitzen.

Alle Arbeiten, die sich bisher mit dem Problem der Nahorientierung von Blütenbesuchern befaßten, bezogen sich nur auf entomophile Blüten, besonders solche, die von Apiden bestäubt werden. Untersuchungsobjekt des zweiten Teiles meiner Arbeit waren jedoch Vogelblumen. Nach PORSCH (1927) sind sie fast vollkommen geruchlos. Hier dient also die Blumenfarbe der Fernanlockung, wobei Grellrot, Grün, Elektrischblau und Braun als Hauptfarben auftreten (PORSCH 1925). Reizvoll war nun die Frage, ob sich auch bei ornithophilen Blüten saftmalähnliche Farbmuster oder Duftmale finden. Treten nämlich auch bei Vogelblumen Duftmale von gleicher Art wie bei entomophilen Blüten auf, so müßte man folgern, daß sie primär gegeben und nicht als Anpassung an die Blütengäste entstanden sind. Denn Vögel haben nicht nur ein schlecht entwickeltes Riechvermögen, sondern auch bestimmt keinen topochemischen Geruchssinn.

Abschließend testete ich noch den Duft des Pollens gegen andere Blütenteile bei entomophilen, ornithophilen und anemophilen Blüten, teils mit der menschlichen Nase, teils in Versuchen mit Bienen.

---

[1] Für die Prüfung der Blüten auf Saftmale im UV-Bereich möchte ich an dieser Stelle Herrn Dr. DAUMER herzlich danken.

Herrn Prof. Dr. K. v. Frisch möchte ich für die Überlassung des Themas, sein anregendes Interesse am Fortgang der Arbeit sowie für ihre Förderung aus Mitteln der Rockefeller-Foundation danken.

Ebenso bin ich Herrn Prof. Dr. H. Autrum zu Dank verpflichtet, in dessen Institut ich meine Arbeit fertigstellen durfte. Herr Prof. Dr. L. Brauner stellte mir in dankenswerter Weise einen Arbeitsplatz im Botanischen Garten sowie umfangreiches Blütenmaterial zur Verfügung.

1. Hauptteil: Prüfung der Blüten auf Duftunterschiede mit Hilfe der menschlichen Nase

Methode

Zu meinen Riechversuchen verwendete ich die Versuchstechnik von M. Huber (1943). Die Blüten wurden in Innen- und Außenteil bzw. in Kelch und Krone zerlegt und die Teile getrennt 5 min lang in kleinen Glasdeckeldosen verschlossen, um den Duft zu konzentrieren. Dann ließ ich mehrere Personen an den verschiedenen Blütenteilen riechen. Sie sollten feststellen, ob sich die Teile quantitativ oder qualitativ im Duft unterscheiden. Dabei war ihnen natürlich nicht bekannt, welcher Teil geboten wurde („unwissentliche Versuche"; v. Frisch 1919).

Da die Ergebnisse in den meisten Fällen übereinstimmten, konnte ich mit einiger Genauigkeit sagen, bei welchen Blüten ein quantitativer, ein qualitativer oder überhaupt kein Unterschied bestand. Bei den seltenen Meinungsverschiedenheiten entschied die Mehrheit.

Nach der gleichen Methode untersuchte ich die Duftverhältnisse von Pollen und Blüte bei den verschiedenen Blumentypen (Vogel-, Insekten- und Windblüten).

A. Blüten mit ultravioletttem Saftmal

I. Das Saftmal duftet stärker und qualitativ anders als der äußere Blütenblatteil

Linum flavum L. Die intensiv gelbe Blüte (Abb. 1) besitzt an ihrer Basis ein ausgeprägtes Saftmal im UV-Bereich, das etwa $^1/_3$ des Kronblattes einnimmt. Die Nektarabsonderung erfolgt am Grunde der fünf verwachsenen Staubfäden. Ich schnitt nur die unteren UV-freien Drittel von 15 Blütenblättern aus und verglich sie mit den übrigen, UV-reflektierenden Außenteilen, wobei das Flächenverhältnis dasselbe blieb wie in der Blüte.

Abb. 1. *Linum flavum* L. *S* Schnittführung, *K* Kronblatt

Ergebnis. Das Saftmal weist einen deutlich stärkeren und qualitativ anderen Duft auf als der äußere Kronblatteil, obwohl es nur etwa $^1/_3$ der Blütenblattfläche einnimmt.

Entsprechende Verhältnisse finden wir noch bei *Verbascum thapsiforme* Schrader, *Helianthus annuus* L., *Geum montanum* L.

Ranunculus acer L. Die einfarbig gelben Kronblätter besitzen an ihrer Basis einen Flecken, dem der charakteristische Butterschimmer fehlt (Abb. 2). Hier wird im Gegensatz zum stärkespiegelhaltigen Außenteil der

Blüte kein UV reflektiert (DAUMER 1958), wodurch die Umgrenzung des Saftmales auch für den Menschen sichtbar wird. Der Honig wird am Grunde der Kronblätter abgesondert. Von 20 Blüten verglich ich diese matten Stellen („ultraviolette Saftmale") mit den äußeren Kronblattteilen, wobei die Flächenausdehnung der zweierlei Blütenteile etwa dieselbe war.

Ergebnis. Das Saftmal im UV-Bereich duftet stärker und qualitativ anders als der äußere Kronblatteil.

Dieselben Verhältnisse finden sich auch bei *Ranunculus caucasicus* M. B. und *Ranunculus ficaria* L.

Abb. 2. *Ranunculus acer* L. *K* Kronblatt, *S* Saftmal im UV-Bereich

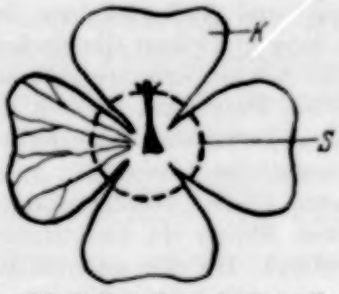


Abb. 3. *Oenothera fruticosa* L. *K* Kronblatt, *S* Schnittführung

Abb. 4. *Iris pseudacorus* L. *P* Perigonblatt, *S* sichtbares Strichsaftmal, *Z* UV-freie Zone, die sich genau mit dem sichtbaren Saftmal deckt

TH. LEX fand bei der letzten Blüte nur einen quantitativen Duftunterschied.

Oenothera fruticosa L. Hier ist ein anderer Typ von UV-Muster verwirklicht. Die hellgelben Adern auf den intensiver gelben Kronblättern entsprechen als UV-freie Stellen den sichtbaren Strichsaftmalen anderer Blüten (DAUMER 1958). Die Honigabsonderung erfolgt in der langen Kelchröhre. Der Streifenteil überwiegt an der Basis der Blüte, so daß ich etwa die untersten Drittel von 15 Blüten ausschnitt und sie mit den äußeren Kronblatteilen verglich (Abb. 3). Die gesamten Blütenteile waren annähernd flächengleich.

Ergebnis. Die Blütenbasis duftet stärker und qualitativ anders als der Außenteil der Kronblätter.

II. Das Saftmal duftet qualitativ anders, aber nicht stärker als der Außenteil der Blütenblätter

Iris pseudacorus L. Die nach abwärts geschlagenen Perigonblätter weisen neben einem sichtbaren Strichsaftmal ein deutliches UV-Muster auf (Abb. 4, *Z*), was die optische Wirkung auf die Bienen noch erhöht. Der Honig wird am Grunde des Perigons abgesondert und in der Röhre zwischen diesem und dem Griffel beherbergt. Von 5 Blüten wurden die Saftmale, die etwa $^1/_3$ der Perigonblätter einnehmen, mit den Außen-

teilen verglichen, wobei die Flächenverhältnisse dieselben wie in der Blüte blieben.

Ergebnis. Das Saftmal duftet quantitativ gleich, aber qualitativ anders als der Außenteil der Perigonblätter.

III. Das Saftmal duftet zwar stärker, qualitativ aber gleich wie der äußere Kronblatteil

Rudbeckia hirta L. Der Blütenstand dieser Komposite ist aus den braunen, in der Mitte liegenden Körbchenblüten und den gelben, radiär angeordneten Zungenblüten aufgebaut. Ungefähr $^1/_5$ des Grundfeldes dieser Zungenblüten reflektiert kein UV.

Bei der Duftprüfung des basalen Teiles von 10 Zungenblüten gegen den UV-reflektierenden Außenteil kam ich zu folgendem

Ergebnis. Der Innenteil duftet zwar stärker, qualitativ aber gleich wie der Außenteil.

Ähnliche Verhältnisse weisen die Blüten von *Ranunculus lanuginosus* L., *Ranunculus repens* L. und *Buphthalmum salicifolium* L. auf.

IV. Das Saftmal duftet qualitativ anders, aber schwächer als der Außenteil der Blütenblätter

Ononis natrix L. Bei dieser Leguminose kann das „bienengelbe" Schiffchen, das die Staubgefäße umgibt und zum Unterschied von der

Tabelle 1. *Prüfung von Blüten mit UV-Saftmal auf Duftunterschiede mit Hilfe der menschlichen Nase*

Das Saftmal duftet			
stärker und qualitativ anders	quantitativ gleich und qualitativ anders	stärker und qualitativ gleich	schwächer und qualitativ anders
als der äußere Kronblatteil:			
Linum flavum *Verbascum thapsiforme* *Helianthus annuus* *Geum montanum* *Ranunculus acer* *Ranunc. caucasicus* *Ranunc. ficaria* *Oenothera fruticosa*	*Iris pseudacorus*	*Rudbeckia hirta* *Ranunculus lanuginosus* *Ranunculus repens* *Buphthalmum salicifolium*	*Ononis natrix*
Sa: 8	1	4	1

„bienenpurpurnen" Fahne kein UV reflektiert, als Saftmal angesehen werden. Ich verglich nun bei 15 Blüten den Duft des Schiffchens mit dem der Fahne, wobei das Flächenverhältnis gewahrt blieb.

Ergebnis. Das Saftmal (Schiffchen) besitzt einen qualitativ anderen, aber schwächeren Duft als die Fahne.

Es wurden insgesamt 14 Blütenarten mit der menschlichen Nase auf Geruchsunterschiede getestet (Tabelle 1). Davon duftete bei 8 Arten (57%) das Saftmal stärker und qualitativ anders, bei 1 Art (7%) qualitativ anders und quantitativ gleich, bei 4 Arten (29%) stärker und qualitativ gleich und bei 1 Art (7%) qualitativ anders und schwächer als der äußere Kronblatteil.

Bei allen untersuchten Blütenarten, die ein Saftmal im UV-Bereich aufweisen, hob sich dieses geruchlich vom Außenteil des Kronblattes ab, sei es in seiner Intensität oder in der Duftqualität.

B. Blüten ohne Saftmal

Über die Duftverhältnisse bei Blüten ohne Saftmal war bisher noch wenig bekannt. TH. LEX (1953) prüfte zwar schon 16 solche Blumenarten auf Geruchsunterschiede zwischen Innen- und Außenteil, wies aber in ihrer Arbeit auf die Möglichkeit eines Saftmales im UV-Bereich hin. Bei meinen Dufttesten verwendete ich Blüten, die nach DAUMER (1958) keinerlei Reflexionen im ultravioletten Bereiche aufwiesen. Es sollte sich nun zeigen, ob hier reine Duftmale ausgebildet waren, d. h., ob auch bei Blüten ohne optisches Kennmuster ein Unterschied in der Duftbeschaffenheit zwischen Basal- und Außenteil besteht.

I. Der Blütengrund duftet stärker und qualitativ anders als der äußere Blütenteil

Polyantha-Hybride hybr. ht. (CLÄRE GRAMMERSTORF). Die einfarbig gelbe Blüte weist keinerlei Saftmal auf. Bei 6 Blüten schnitt ich aus den Kronblättern das unterste Drittel aus und verglich es mit dem restlichen Teil der Blüte, wobei die Gesamtflächenausdehnung der Blütenteile die gleiche war.

Ergebnis. Der Blütengrund duftet stärker und qualitativ anders als der äußere Blütenteil.

Entsprechende Verhältnisse finden sich noch bei *Rosa hugonis* HEMSL., *Rosa rugosa* hybr. ht., *Pirus communis* L., *Prunus serrulata* LDL. var. lannesiana (CARR) REHD., *Prunus avium* L., *Malus arnoldiana* (REHD.) SARG., *Potentilla rupestris* L., *Polyantha-Rose* hybr. ht. (KIRSTEN POULSEN), *Polyantha*-Rose hybr. ht. (TANTERUS Triumph), *Polyantha-Rose* hybr. ht. (Märchenland), *Exochorda Korolkowii* LAV., *Rhodotypus scandens* (THNBG.) MAK., *Cosmos bipinnatus* CAV., *Philadelphus coronarius* L., *Philadelphus lemoinei* LEMN., *Delphinium ajacis* L., *Helleborus odorus* W. et K. und *Hylomecon japonica* (THUNB.) PRANTL. Die beiden letzten Blütenarten reflektieren auf ihrer ganzen Blütenfläche UV.

II. Der Blütengrund duftet stärker, qualitativ aber gleich wie der übrige Kronblatteil

Caltha palustris L. Die Blüte ist einheitlich gelb gefärbt und zeigt keinerlei Zeichnungen. Die Honigabsonderung erfolgt durch zwei flache Vertiefungen an beiden Seiten jedes Fruchtknotens. Verglichen wurde das unterste Drittel von 12 Blüten gegen den restlichen Kronblattaußenteil (Abb. 5). Das Flächenverhältnis blieb dabei dasselbe wie in der Blüte.

Ergebnis. Der Basalteil erweist sich als der Ort des stärksten Duftes, qualitativ jedoch ist kein Unterschied zu vermerken.

Ähnliche Verhältnisse finden sich bei *Anemone hepatica* L., *Trollius* hybr. ht., *Clematis viticella* L., *Chelidonium majus* L., *Potentilla fruticosa* L., *Prunus acida* Koch., *Prunus lannesiana* Wils., *Malus Ringo* Sieb., *Malus baccata* (L.) Borkh., *Malus zumi* Rehd., *Malus domestica* Borkh., *Malus scheideckeri* Zbl., *Dryas octopetala* L., *Rosa Wichuriana* hybr. ht., *Rosa multiflora* Thbg., *Doronicum plantagineum* L., *Doronicum cordifolium* Sternb. und *Kerria japonica* D. C. (reflektiert auf der ganzen Fläche UV).

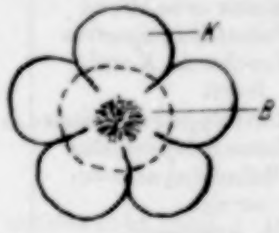


Abb. 5. *Caltha palustris* L. *K* Kronblatt, *B* Basalteil

III. Der Blütengrund duftet qualitativ anders, aber nicht stärker als der äußere Kronblatteil

Rosa omeiensis Rolfe. Die Blütenblätter weisen kein Saftmal auf. Da es sich bei den Rosen um Pollenblumen handelt, fehlt eine Nektarabsonderung. Die ausgeschnittenen Blütenbasisstücke wurden bei sechs Blüten mit den restlichen Kronblatteilen verglichen.

Ergebnis. Der Blütengrund besitzt einen qualitativ anderen Duft als der Außenteil. In der Intensität besteht kein Unterschied. Ähnlich ist dies bei *Rosa pteragonis* Krause.

IV. Kronblattbasis und Außenhälfte besitzen einen quantitativ und qualitativ gleichen Duft

bei *Trollius asiaticus* L. und *Prunus sieboldii* (Carr.) Wittm. Bei *Trollius asiaticus* L. sitzt die Nektargrube am Grunde der kleinen, linealischen Kronblätter.

42 Blütenformen wurden mit der menschlichen Nase geprüft (Tabelle 2). Davon duftete bei 19 Formen (45%) der innere Blütenteil stärker und qualitativ anders, bei 2 Formen (5%) qualitativ anders und quantitativ gleich, bei 19 Formen (45%) stärker und qualitativ gleich und bei 2 Formen (5%) qualitativ und quantitativ gleich wie der äußere Kronblatteil.

Tabelle 2. *Prüfung von Blüten ohne Saftmal auf Duftunterschiede mit Hilfe der menschlichen Nase*

Der innere Blütenteil duftet			
stärker und qualitativ anders	quantitativ gleich, aber qualitativ anders	stärker, aber qualitativ gleich	quantitativ und qualitativ gleich
wie der äußere Kronblatteil bei:			
Rosa hugonis *R. rugosa hybr.* *Pirus communis* *Prunus serrulata* *Pr. avium* *Malus arnoldiana* *Potentilla rupestris* *Exochorda Korolkowii* *Rhodotypus scandens* *Cosmos bipinnatus* *Philadelphus coronarius* *Ph. lemoinei* *Delphinium ajacis* *Helleborus odorus* *Hylomecon japonica* *Polyantha*-Hybride: Cläre-Grammerstorf Kirsten Poulsen Tanterus Triumph Märchenland	*Rosa omeiensis* *R. pteragonis*	*Caltha palustris* *Anemone hepatica* *Trollius* hybr. ht. *Clematis viticella* *Chelidonium majus* *Potentilla fruticosa* *Prunus acida* *Prun. lannesiana* *Malus Ringo* *Mal. baccata* *Mal. zumi* *Mal. domestica* *Mal. scheideckeri* *Dryas octopetala* *Rosa Wichuriana* *R. multiflora* *Doronicum plantagineum* *Dor. cordifolium* *Kerria japonica*	*Trollius asiaticus* *Prunus sieboldii*
Sa: 19	2	19	2

Auch bei den untersuchten Blüten ohne optisches Saftmal hob sich die Kronblattbasis bis auf 2 Ausnahmen vom Außenteil des Blütenblattes geruchlich ab. Es sind also Duftmale in der Natur viel weiter verbreitet als optische Saftmale, die dazu dienen, die Geruchsmarkierung noch zu unterstreichen.

C. Blüten mit sichtbarem Saftmal

Bei den Blüten mit sichtbarem Saftmal wählte ich zum größten Teil solche, die schon TH. LEX auf Duftunterschiede geprüft hatte und stimmte in allen 8 Fällen mit ihren Ergebnissen überein. Neu untersucht wurde: *Primula officinalis* L., *Papaver nudicaule* L., *Papaver orientale* L. und *Campanula patula* L. Die Ergebnisse sind in Tabelle 3 zusammengefaßt.

12 Blütenarten mit sichtbarem Saftmal wurden mit der menschlichen Nase auf Duftunterschiede geprüft. Davon duftete bei 10 Arten (83%) das Saftmal stärker und qualitativ anders, bei 2 Arten stärker und qualitativ gleich wie der äußere Blütenblatteil.

In allen Fällen war es gegenüber dem Außenteil geruchlich markiert.

Tabelle 3. *Prüfung von Blüten mit sichtbarem Saftmal auf Duftunterschiede mit Hilfe der menschlichen Nase*

Das Saftmal duftet	
stärker und qualitativ anders	qualitativ gleich, aber stärker
als der äußere Kronblatteil bei	
Viola tricolor L.	*Aesculus hippocastanum* L.
Primula officinalis L.	*Campanula patula* L.
Narcissus poeticus L.	
Convolvulus arvensis L.	
Iris germanica L.	
Papaver somniferum L.	
Papaver nudicaule L.	
Papaver orientale L.	
Tropaeolum majus L.	
Primula auricula L.	
Sa: 10	2

D. Blüten, die noch nicht auf UV-Reflexionen untersucht sind

I. Der Basalteil duftet stärker und qualitativ anders als der äußere Blütenteil

Senecio hessei hybr. ht. Diese gelbe Komposite besitzt einen radiärsymmetrisch angelegten Strahlenkranz von Zungenblüten, der völlig saftmalfrei ist. Etwa das unterste Drittel dieser Zungen wurde bei 8 Blüten mit dem restlichen Außenteil verglichen, wobei die Verhältnisse wie in der Blüte blieben.

Ergebnis. Das basale Drittel der Zungenblüten weist trotz geringerer Flächenausdehnung einen qualitativ anderen und viel stärkeren Duft als der restliche Außenteil auf.

Ähnliche Verhältnisse finden sich noch bei *Oenothera suaveolens* Desf., *Rubus deliciosus* James, *Hypericum rhodopaeum* Friv. und *Oenothera missouriensis* Sims.

II. Der Basalteil duftet stärker, qualitativ aber gleich wie der äußere Blütenteil

So bei *Magnolia Kobus* D. C., *Crataegus submollis* Sarg., *Meconopsis grandis* Prain., *Linum narbonense* L., *Erodium gruinum* Ait. und *Anemone japonica* S. et Z.

III. Beide Teile duften fast gar nicht

Bei *Impatiens scabrida* D. C.

Es wurden insgesamt 12 Blütenarten geprüft, die noch nicht auf UV-Reflexionen untersucht sind. Davon duftete bei 5 Arten (42%) der Innenteil stärker und qualitativ anders, bei 6 Arten (50%) stärker und

Tabelle 4. *Prüfung von Blüten, die noch nicht auf UV-Reflexionen untersucht sind, auf Duftunterschiede mit Hilfe der menschlichen Nase*

Das Saftmal duftet		
stärker und qualitativ anders	stärker und qualitativ gleich	gleich (fast gar nicht)
wie der äußere Kronblatteil bei		
Senecio hessei	*Magnolia Kobus*	*Impatiens scabrida*
Oenothera suaveolens	*Crataegus submollis*	
Rubus deliciosus	*Meconopsis grandis*	
Hypericum rhodopaeum	*Linum narbonense*	
Oenothera missouriensis	*Erodium gruinum*	
	Anemone japonica	
Sa: 5	6	1

qualitativ gleich und bei einer Art (8%) ganz gleich wie der äußere Blütenblatteil.

Übereinstimmend mit den vorhergehenden Versuchen fällt auch hier fast immer eine Duftabhebung des Innenteiles gegenüber dem Außenteil auf.

E. Ornithophile Blüten

Über die Bedeutung des Duftes von Vogelblumen ist noch wenig bekannt. Erwiesen ist, daß die meisten Arten für den Menschen fast oder ganz geruchlos sind. Diese Tatsache erstaunt nicht, da der Geruchssinn der ausgesprochenen Blumenvögel meist wenig ausgeprägt ist und so der Duft für die Fernanlockung der Vögel keine Rolle spielt (PORSCH 1925).

Meine Aufgabe war es, festzustellen, ob sich auch bei diesen Vogelblumen Saft- und Duftmale fänden und ob sich irgend etwas über Duftunterschiede innerhalb ein- und derselben Blüte aussagen ließe, wie es bei Insektenblumen der Fall ist.

Da Vogelblumen in unseren Breiten kaum vorkommen, war ich darauf angewiesen, meine Versuche auf die Arten zu beschränken, die in den Gewächshäusern und Freilandbeeten des Münchener Botanischen Gartens angepflanzt wurden.

Die Blüten, die ein sichtbares Saftmal aufweisen, sind im folgenden Text mit einem Stern (*) versehen.

I. Der innere Blütenteil duftet stärker und qualitativ anders als der äußere

Salvia splendens SELL. Diese intensiv rotleuchtende Labiate wird viel im Freiland angepflanzt und war deshalb für Versuchszwecke sehr geeignet. 15 Blüten zerlegte ich, ebenso wie die verschiedenen Zuchtformen von *Fuchsia*, in Kelch und Krone (die Krone läßt sich leicht aus

dem Kelch herausziehen), wobei bei meinen Versuchen der Kelch dem Außenteil, die Krone dem Innenteil der sonstigen Blüten entsprach (Abb. 6). Der Nektar wird am Grunde der Blütenröhre abgeschieden.

Ergebnis. Die Blütenröhre (= Krone) duftet quantitativ und qualitativ anders als der Blütenkelch. Der Geruch ist bei beiden Teilen sehr schwach.

Abb. 6. *Salvia splendens* SELL. *K* Kelch, *R* Blütenröhre (Krone)

Entsprechende Verhältnisse finden sich auch bei *Fuchsia* hybr. ht. (außen rot — innen violett), *Fuchsia* hybr. ht. (außen weiß — innen violett) und *Aechmea fulgens* BRONGN. (innerer und äußerer Blütenkronteil).

II. Der äußere Blütenteil duftet stärker und qualitativ anders als der innere

Fuchsia hybr. ht. (außen weiß — innen rot). Bei den verschiedenen Fuchsien handelt es sich um Zuchtformen, bei denen die Farben der Kelche und Kronen in bunter Weise variieren[1]. Die Honigabsonderung erfolgt immer am Grunde der Kelchröhre.

Abb. 7. *Fuchsia* hybr. ht. *K* Kelch, *B* Blütenkrone

Bei obengenannter Form (Abb. 7) kam ich zu folgendem *Ergebnis.* Der Blütenkelch besitzt einen stärkeren und qualitativ anderen Duft als die anders gefärbte Blütenkrone. Ebenso ist es noch bei *Fuchsia* hybr. ht. (außen rosa — innen rot), *Fuchsia* hybr. ht. (außen zartrosa — innen zartviolett), *Fuchsia* hybr. ht. (außen rot — innen weiß), *Fuchsia* hybr. ht. (außen rosa — innen violett).

Dieselben Verhältnisse fand ich noch bei *Malvaviscus mollis* D. C., **Abutilon megapotamicum* A. ST. HIL. et NDN. und *Pitcairnia undulata* SCHEIDW., bei denen ich den basalen Teil der Blüte gegen den Außenteil derselben prüfte.

III. Der innere Blütenteil duftet stärker, qualitativ aber gleich wie der äußere

Diesen Fall fand ich verwirklicht bei den Blüten von **Pentstemon gentianoides* G. DON., *Nematanthus longipes* D. C., **Columnea micro-*

[1] Im großen und ganzen ist auch hier der Geruch sehr gering; es duftet unregelmäßig einmal der innere und einmal der äußere Blütenteil stärker.

phylla KL. et HANST., **Columnea hirsuta* KL. et HANST., **Episcia cupreata* (HOOK) HANST., *Episcia fulgida* (LIND.) HOOK., **Sprekelia formosissima* HERB., **Lotus bertholetti* MASF.

IV. Der äußere Blütenteil duftet stärker, qualitativ aber gleich wie der innere

Zu diesem Ergebnis gelangte ich bei den Blüten von *Pitcairnia anthericoides* MEZ., *Vriesea blokii* (ht.) MEZ., **Pentstemon barbatus* MERITT und **Erythrina crista galli* L.

V. Fast geruchlos und gleich in der Duftqualität

sind die Blüten von **Hibiscus rosa-sinensis* L., **Clianthus dampieri* CUNN. und *Canna indica* L.

27 Vogelblumenformen wurden mit der menschlichen Nase auf Duftunterschiede geprüft (Tabelle 5). Abgesehen von der allgemein geringen Duftentwicklung bei ornithophilen Blüten, trat auch hier eine Aufspaltung der Geruchsverteilung auf die verschiedenen Blütenteile auf. Bei 4 Formen (15%) duftete der Innenteil der Blüte stärker und qualitativ anders und bei 8 Formen (30%) schwächer und qualitativ anders als der Außenteil. Bei weiteren 8 Formen (30%) war der Duft des inneren Blütenteiles stärker und qualitativ gleich, bei 4 Formen (15%) schwächer und qualitativ gleich und bei 3 Formen gleich (bei diesen letzten Blütenarten war fast kein Geruch vorhanden) wie der äußere Blütenteil. Während bei den 80 untersuchten Insektenblumenarten — bis auf 3 Ausnahmen[1] — der Basalteil des Blütenblattes gegen-

Tabelle 5. *Prüfung von Vogelblumen auf Duftunterschiede mit Hilfe der menschlichen Nase*

Der innere Blütenteil duftet	
stärker und qualitativ anders	schwächer und qualitativ anders
als der äußere Blütenteil bei	
Salvia splendens	*Malvaviscus mollis*
Aechmea fulgens	*Abutilon megapotamicum*
Fuchsia hybr. ht. (außen rot — innen violett)	*Pitcairnia undulata*
Fuchsia hybr. ht. (außen weiß — innen violett)	*Fuchsia* hybr. ht. (außen rosa — innen rot)
	Fuchsia hybr. ht. (außen zartrosa — innen zartviolett)
	Fuchsia hybr. ht. (außen rot — innen weiß)
	Fuchsia hybr. ht. (außen rosa — innen violett)
	Fuchsia hybr. ht. (außen weiß — innen rot)
Sa: 4	8

[1] Bei 2 Blütenarten ohne Saftmal und bei einer noch nicht auf UV-Reflexionen untersuchten Art dufteten Innen- und Außenteil des Kronblattes gleich.

Tabelle 5 (Fortsetzung)

Der innere Blütenteil duftet		
stärker und qualitativ gleich	schwächer und qualitativ gleich	gleich (fast gar nicht)
wie der äußere Blütenteil bei		
Pentstemon gentianoides *Nematanthus longipes* *Columnea microphylla* *Columnea hirsuta* *Episcia cupreata* *Episcia fulgida* *Sprekelia formosissima* *Lotus bertholetii*	*Pitcairnia anthericoides* *Vriesea blokii* *Pentstemon barbatus* *Erythrina crista galli*	*Hibiscus rosa-sinensis* *Clianthus dampieri* *Canna indica*
Sa: 8	4	3

über dem Außenteil eine geruchliche Markierung aufwies, war also die Duftverteilung bei den Vogelblumen eine mehr zufällige. Im Gegensatz zu den entomophilen Blüten duftete hier häufig der Kronblattaußenteil stärker als der Innenteil.

F. Versuche mit Pollen

1. Vergleich des Pollenduftes mit dem Blütenduft bei Insektenblumen

Zur Ergänzung dieser Duftmaluntersuchungen war es von Interesse, den Geruch des gesamten Pollens mit dem der ganzen Blüte (ohne Pollen)

Tabelle 6

Der Pollen duftet		
stärker und qualitativ anders	qualitativ gleich, aber stärker	gleich stark, aber qualitativ anders
als die Blüte		
Hypericum lobocarpum GATT. *Oenothera fruticosa* L. *Delphinium tricolor* BERNH. *Aconitum napellus* L. *Ranunculus lingua* L. *Campanula persicifolia* L. *Papaver nudicaule* L. *Geranium ibericum* CAV. *Delphinium cultorum* VOSS. *Inula helenium* L. *Gazania rigens* BR. *Philadelphus lemoinei* LEMN. *Polyantha*-Rose hybr. ht. (WILDFIRE)	*Stachys grandiflorus* BENTH. *Helipterum Manglesii* LLD.	*Weigelia rosea* LINDLEY *Linum perenne* L.

zu vergleichen, und zwar im gleichen Mengenverhältnis wie es in der Blüte gegeben ist; denn auch ihm kann eine geruchliche Bedeutung beim

Vorgang der Bestäubung zukommen. Auch hatte v. FRISCH (1923) schon gefunden, daß sich der Duft des Pollens meist in charakteristischer Weise von dem der Blumenblätter unterscheidet und ihn bisweilen an Intensität übertrifft. So führte ich diese Untersuchungen weiter und gelangte bei meinen Dufttesten, bei denen ich jeweils frischaufgeblühte Blumen verwendete, zu folgenden Ergebnissen:

Geprüft wurden insgesamt 17 Insektenblumenarten (Tabelle 6). Davon duftete bei 13 Arten der Pollen stärker und qualitativ anders als die Blüte, bei 2 Arten war der Duft des Pollens zwar stärker, qualitativ aber gleich und bei 2 weiteren Arten qualitativ anders aber gleich stark.

Der Pollen der entomophilen Blumen zeigt also in allen Fällen eine deutliche geruchliche Markierung gegenüber den Blumenblättern.

II. Vergleich von Pollenduft und antherenfreien Blütenständen bei Windblütlern

Es war nun naheliegend, nachzuprüfen, ob auch der Pollen der Windblütler einen eigenen Duft besitzt, der für die Bestäubung durch den Wind keine biologische Bedeutung hätte. Zu diesem Zweck trennte ich die Staubgefäße von den Blütenständen ab.

Dabei kam ich zu diesen Ergebnissen:

1. Der Pollen duftet stärker als der antherenfreie Blütenstand bei 1. *Holcus lanatus* L., 2. *Phleum pratense* L., 3. *Brachyopodium pinnatum* PAL., 4. *Elymus giganteus* VAHL., 5. *Festuca elatior* L., 6. *Paspalum stoloniferum* E. DESV., 7. *Lagurus ovatus* L., 8. *Spartina Schreberi* J. F. GMEL.

2. Der Blütenstand duftet stärker als der Pollen bei 1. *Festuca arundinacea* SCHREB., 2. *Lolium perenne* L., 3. *Plantago lanceolata* L., 4. *Cynosurus cristatus* L., 5. *Zea mays* L.

3. Der Pollen duftet qualitativ anders als der Blütenstand bei 1. *Phleum pratense* L., 2. *Holcus lanatus* L., 3. *Festuca arundinacea* SCHREB., 4. *Brachyopodium pinnatum* PAL., 5. *Lolium perenne* L., 6. *Elymus giganteus* VAHL, 7. *Festuca elatior* L., 8. *Plantago lanceolata* L., 9. *Zea mays* L., 10. *Paspalum stoloniferum* E. DESV., 11. *Lagurus ovatus* L., 12. *Spartina Schreberi* J. F. GMEL.

Ganz allgemein war der Duft sowohl des Pollens, als auch der Blütenstände, von *viel geringerer Intensität* und *völlig anderer Qualität* als der der Insektenblumen. Eine geruchliche Aufspaltung war aber trotzdem vorhanden. Von 13 Gramineenarten duftete bei 8 Arten der Pollen stärker und qualitativ anders als der Blütenstand, bei 4 Arten der Blütenstand stärker und qualitativ anders als der Pollen und bei einer Art bestand nur ein quantitativer Duftunterschied.

III. Vergleich des Pollenduftes mit dem Blütenduft bei Vogelblumen

Schließlich verglich ich auch bei ornithophilen Blumen den Pollenduft mit dem Duft der Blumenblätter und kam zu folgendem Ergebnis:

1. Der Pollen duftet stärker als die Blüte bei 1. *Fuchsia* hybr. ht. (außen rosa — innen rot), 2. *Fuchsia* hybr. ht. (außen rosa — innen

Tabelle 7. *Vergleich des Pollenduftes bei Insektenblumen, Windblütlern und Vogelblumen*

+ zutreffend, — nicht zutreffend.

	Der Pollen duftet				
	qualitativ anders und stärker	qualitativ anders, aber quantitativ gleich	qualitativ anders und schwächer	qualitativ gleich, aber stärker	qualitativ gleich, aber schwächer
	als die Blüte				
a) Insektenblumen					
Hypericum lobocarpum	+	—	—	—	—
Oenothera fruticosa	+	—	—	—	—
Delphinium tricolor	+	—	—	—	—
Aconitum napellus	+	—	—	—	—
Ranunculus lingua	+	—	—	—	—
Campanula persicifolia	+	—	—	—	—
Geranium ibericum	+	—	—	—	—
Papaver nudicaule	+	—	—	—	—
Delphinium cultorum	+	—	—	—	—
Inula helenium	+	—	—	—	—
Gazania rigens	+	—	—	—	—
Philadelphus lemoinei	+	—	—	—	—
Polyantha-Rose hybr. ht. (WILDFIRE)	+	—	—	—	—
Weigelia rosea	—	+	—	—	—
Linum perenne	—	+	—	—	—
Stachys grandiflorus	—	—	—	+	—
Helipterum manglesii	—	—	—	+	—
Sa:	13	2	—	2	—
b) Windblütler					
Holcus lanatus	+	—	—	—	—
Phleum pratense	+	—	—	—	—
Brachypodium pinnatum	+	—	—	—	—
Elymus giganteus	+	—	—	—	—
Festuca elatior	+	—	—	—	—
Paspalum stoloniferum	+	—	—	—	—
Lagurus ovatus	+	—	—	—	—
Spartina Schreberi	+	—	—	—	—
Plantago lanceolata	—	—	+	—	—
Cynosurus cristatus	—	—	—	—	+
Zea mays	—	—	+	—	—
Festuca arundinacea	—	—	+	—	—
Lolium perenne	—	—	+	—	—
Sa:	8	—	4	—	1

Tabelle 7 (Fortsetzung)

	Der Pollen duftet				
	qualitativ anders und stärker	qualitativ anders, aber quantitativ gleich	qualitativ anders und schwächer	qualitativ gleich, aber stärker	qualitativ gleich, aber schwächer
	als die Blüte				
c) Vogelblumen					
Fuchsia hybr. ht. (außen rosa — innen rot)	−	−	−	+	−
Fuchsia hybr. ht. (außen rosa — innen hellblau)	+	−	−	−	−
Fuchsia hybr. ht. (außen rosa — innen violett)	−	−	−	+	−
Fuchsia hybr. ht. (außen rot — innen blau)	−	−	+	−	−
Fuchsia hybr. ht. (außen rot — innen weiß)	−	−	−	−	+
Fuchsia hybr. ht. (außen und innen rot, lange Röhre)	−	−	−	−	+
Salvia splendens	+	−	−	−	−
Nematanthus longipes	−	−	−	+	−
Columnea hirsuta	−	−	−	+	−
Columnea nicaraguensis	−	−	−	+	−
Erythrina crista galli	−	−	−	+	−
Pentstemon barbatus	−	−	−	+	−
Pentstemon gentianoides	+	−	−	−	−
Aechmea fulgens	−	−	−	+	−
Abutilon hybr. ht.	−	−	−	−	+
Malvaviscus mollis	−	−	−	−	+
Episcia cupreata	−	−	−	−	+
Episcia fulgida	−	−	−	−	+
Naegelia zebrina	−	−	−	−	+
Vriesea blokii	−	−	−	−	+
Sa:	3	−	1	8	8

Bei 5 Formen duftete Pollen und Blüte gleich und bei 2 Formen trat weder beim Pollen noch bei der Blüte ein merkbarer Geruch auf.

hellviolett), 3. *Fuchsia* hybr. ht. (außen rosa — innen violett), 4. *Salvia splendens* SELL., 5. *Nematanthus longipes* D. C., 6. *Columnea hirsuta* KLOTSCH et HANST., 7. *Columnea nicaraguensis* OERST., 8. *Erythrina crista galli* L., 9. *Pentstemon barbatus* MERITT., 10. *Aechmea fulgens* BRONGN., 11. *Pentstemon gentianoides* G. DON.

2. Die Blüte duftet stärker als der Pollen bei 1. *Abutilon* hybr. ht., 2. *Malvaviscus mollis* D. C., 3. *Fuchsia* hybr. ht. (außen rot — innen violett), 4. *Fuchsia* hybr. ht. (außen rot — innen weiß), 5. *Episcia cupreata* (HOOK) HANST., 6. *Episcia fulgida* (LIND.) HOOK., 7. *Naegelia zebrina* (PAXT.) REG., 8. *Vriesea blokii* (ht.) MEZ., 9. *Fuchsia* hybr. ht. (außen und innen rot, lange Röhre).

3. Pollen und Blüte duften gleich bei 1. *Pitcairnia anthericoides* Mez., 2. *Pitcairnia undulata* Scheidw., 3. *Aeschynanthus lobbiana* Hook., 4. *Fuchsia* hybr. ht. (außen und innen rosa), 5. *Canna indica* L.

4. Weder Pollen noch Blüte duftet bei 1. *Abutilon megapotamicum* A. St. Hil. et Ndn., 2. *Hibiscus rosa-sinensis* L.

5. Der Pollen duftet qualitativ anders als die Blüte bei 1. *Salvia splendens* Sell., 2. *Fuchsia* hybr. ht. (außen rot — innen violett), 3. *Fuchsia* hybr. ht. (außen rosa — innen hellviolett), 4. *Pentstemon gentianoides* G. Don.

Auch beim Pollen der Vogelblumen fand ich eine größere Aufspaltung der Geruchsverteilung als bei den Insektenblumen sowie einen durchwegs schwächeren Duft. In einigen Fällen (18%) war der Geruch des Pollens sogar gleich wie der der Blüte, was bei entomophilen Blüten nie vorkam. Insgesamt wurden 28 Vogelblumenformen (Zuchtformen einer Art verhielten sich verschieden) mit der menschlichen Nase auf Duftunterschiede zwischen Pollen und Blüte untersucht. Bei 3 Formen duftete der Pollen stärker und qualitativ anders, bei einer Form schwächer und qualitativ anders, bei 8 Formen qualitativ gleich und stärker und bei 9 Formen qualitativ gleich und schwächer als die Blüte. Bei weiteren 5 Formen bestand zwischen Pollen- und Blütenduft kein Unterschied und bei 2 Formen waren Pollen und Blüte nahezu geruchlos.

IV. Vergleich von Pollenduft bei entomophilen und ornithophilen Blüten

Um die Duftunterschiede des Pollens bei entomophilen und ornithophilen Blüten deutlicher festzustellen, verglich ich beliebig herausgegriffene Vertreter beider Gruppen unmittelbar, wobei ich darauf achtete, daß die Menge des Pollens etwa äquivalent war. Bei diesen Testen gelangte ich zu folgenden Ergebnissen:

1. Der Pollen von entomophilen Blüten duftet stärker als der von ornithophilen Blüten bei

(Insektenblumen)	gegen	(Vogelblumen)
1. *Helianthus mollis* Lam.		*Abutilon* hybr. ht.
2. *Cosmos bipinnatus* Cav.		*Aeschynanthus lobbiana* Hook.
3. *Tropaeolum majus* L.		*Columnea gloriosa* Sprague
4. *Oenothera Drummondi* Hook.		*Lobelia fulgens* Willd.
5. *Aconitum Wilsoni* Hemsl.		*Episcia fulgens* Hook.
6. *Verbascum olympicum* Boiss.		*Aphelandra tetragona* Nees.
7. *Antirrhinum maius* L.		*Hibiscus rosa sinensis* L.
8. *Delphinium cultorum* Voss		*Canna indica* L.
9. *Verbesina virgata* Cav.		*Fuchsia* hybr. ht. (außen rot — innen weiß)
10. *Dahlia rosea* Cav.		*Naegelia zebrina* (Paxt) Reg.
11. *Delphinium consolida* L.		*Columnea nicaraguensis* Oerst.
12. *Helianthus doronicoides* Lam.		*Fuchsia* hybr. ht. (außen rosa — innen blau)
13. *Argemone mexicana* L.		*Fuchsia* hybr. ht. (außen und innen rosa)

14. *Rosa spinosissima* L.	*Salvia splendens* SELL.
15. *Oenothera lamarckiana* SER.	*Fuchsia* hybr. ht. (außen rot—innen blau)
16. *Zinnia elegans plena*	*Fuchsia* hybr. ht. (lange rote Röhre)
17. *Trollius riederianus* FISCH et MEY	*Salvia coccinea* JUSS.
18. *Anemone japonica* S. et Z.	*Cleome spinosa* JACQ.
19. *Senecio clivorum* MAXIM.	*Nicotiana tabacum* L.
20. *Tagetes patula* L.	*Erythrina crista galli* L.
21. *Oenothera fruticosa* L.	*Abutilon megapotamicum* A. ST. et NDN.
22. *Potentilla fruticosa* L.	*Episcia cupreata* (HOOK.) HANST.

2. Der Pollen von ornithophilen Blüten duftet stärker als der von entomophilen Blüten bei

(Vogelblumen)	gegen	(Insektenblumen)
1. *Salvia splendens* SELL.		*Rosa rugosa* hybr. ht.
2. *Aphelandra squarrosa* NEES		*Malve silvestris* L.

Bei 92% (22 Blüten) der untersuchten Fälle duftete der Pollen der entomophilen Blüten stärker als der der ornitophilen (8%).

2. Hauptteil: Prüfung der Blüten auf Duftunterschiede im Experiment mit Bienen

Es galt nun festzustellen, ob die für die menschliche Nase wahrnehmbaren Duftunterschiede der Saftmale bzw. Blütenblattinnenteile und der äußeren Blütenteile auch für das Geruchsorgan der Biene erkennbar sind. Geprüft wurden in den Sommern 1955 mit 1958 Blüten mit UV-Mustern, solche ohne Saftmal, Vogelblumen und zuletzt die Duftunterschiede zwischen Pollen und Blüte.

Methode

Bei meinen Duftdressuren verwendete ich die Versuchsanordnung von LEX (s. Abb. 8), die im wesentlichen die Methode von v. FRISCH (1919) übernommen hatte. Die zerlegten Blütenteile lagen am Boden einer Glasdose von 8 cm Durchmesser. Sie wurden von einem Papierkegelstumpf umschlossen, dessen Öffnung noch durch zwei überkreuzte Papierstreifen verdeckt wurde, um die Blütenteile für die Bienen unsichtbar zu machen. Ein über die Glasschale gebreitetes Drahtnetz trug in der Mitte das Futterschälchen mit Zuckerwasser. Um einen windgeschützten Duftraum zu schaffen, umgab ein Papierzylinder die ganze Versuchsanordnung.

Der Futtertisch befand sich ungefähr 15 m vom Stock entfernt. Für die Versuche verwendete ich abwechselnd zwei mit weißem Papier überzogene Platten, auf denen je zwei der oben beschriebenen Glasdosen standen. Die eine davon enthielt die UV-Saftmale mit dem Dressurduft, die andere als Gegenprobe die äußeren Kronblattstücke. Im Uhrglas über dem Dressurgefäß bot ich Zuckerwasser, im anderen Leitungswasser. Eine Schar von 12—15 gezeichneten Bienen hatte nun 4 Std Gelegenheit, sich den Duft einzuprägen, bei dem sie Zuckerwasser erhielt (das Schälchen mit Wasser wurde von ihnen überhaupt nicht beachtet). Beim anschließenden *Versuch*, bei dem auf beiden Dosen nur Wasser gereicht wurde, zählte ich 5 min lang den Beflug der beiden Drahtgitter. Wurde das Dressurschälchen eindeutig bevorzugt, so bestand zwischen den beiden Blütenteilen entweder ein qualitativer oder ein quantitativer Duftunterschied. Um zu erfahren,

ob es sich um einen qualitativen Unterschied handelt, mußte ich in jedem Falle Gegenversuche durchführen, denn nach v. Frisch (1919) ist die Dressur auf einen quantitativ schwächeren Geruch nicht möglich. Die Bienen befliegen immer das Schälchen mit dem stärkeren Duft. Dies wurde auch von Lex (1954) bestätigt.

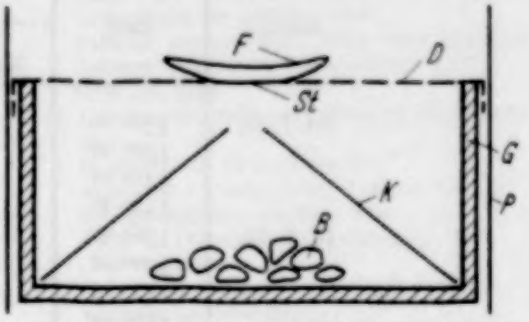


Abb. 8. Anordnung zur Duftdressur (Querschnitt). *B* Blütenteile, *D* Drahtgitter, *F* Futterschälchen, *G* Glasdose, *K* Papierkegelstumpf, *P* Papierzylinder, *St* Papierstreifen

Für alle von mir durchgeführten Versuche gilt, daß sämtliche Papierteile und die Drahtgitter stündlich erneuert wurden, um das Versuchsergebnis durch den ihnen anhaftenden, spezifischen Bienengeruch nicht zu beeinträchtigen. Ebensooft wechselte ich das Blütenmaterial, um eine Abnahme der Duftintensität durch Welken zu verhindern. Die Glasdosen und Futterschälchen rieb ich jeden Abend zuerst mit 70%igem, dann mit absolutem Alkohol aus, stellte sie über Nacht in fließendes Wasser und trocknete sie am nächsten Tag in der Sonne. Die so gereinigten Glasgefäße wurden von den Bienen gegenüber unbenutzten nicht bevorzugt (Lex 1954). Den Geruch der Drahtgitter beseitigte ich durch ein 5 min langes Kochen in Rei-Wasser.

Als Beispiel sei ein Dressurversuch mit *Linum flavum* L. geschildert. Wie schon beschrieben, besitzt die intensiv gelbe Blüte an ihrer Basis ein ausgeprägtes Saftmal im UV-Bereich, das etwa $^1/_3$ des Kronblattes einnimmt. Für den Menschen besteht ein qualitativ anderer und stärkerer Geruch als beim Außenteil des Blütenblattes (s. S. 471). Um die Bienen auf diesen Saftmalduft zu dressieren, wurde ihnen im Uhrschälchen über den Saftmalen einige Stunden lang Zuckerwasser geboten. Eine Platzdressur verhinderte ich dadurch, daß ich die Tischplatte alle 5 min um 90° drehte. Nach 4 Std konnte der erste Versuch durchgeführt werden. Dazu wurden natürlich alle Teile der Versuchsanordnung erneuert und darauf geachtet, daß das Dressurschälchen nie auf dem letzten Dressurplatz der Tischplatte stand. Gezählt wurden grundsätzlich nur die Tiere, die sich auf den Drahtgittern niedergelassen hatten. Tabelle 8 bringt ein Protokollbeispiel.

Tabelle 8. *Linum flavum* L.

Versuchszeit: 14^{30}—14^{35}; Dressur auf 15 Saftmale; Gegenduft: 15 äußere Kronblatteile

	Zahl der Anflüge nach 4 Std Dressur	
Minuten	Saftmal	äußerer Blütenteil
1	6	0
2	27	0
3	15	1
4	12	0
5	7	0
Sa	67 (=99%)	1 (=1%)

Das Ergebnis zeigt, daß die Bienen den Duft der Saftmale eindeutig von dem des Kronblattaußenteiles unterscheiden konnten. Für den Gegenversuch wurden die Bienen, die auf den Duft des Saftmales dressiert waren, getötet und eine neue Schar von Bienen wurde markiert. Nach 4 Std Dressur auf die äußeren Kronblattteile begann ich mit den neuen Versuchen, die in Tabelle 9 wiedergegeben sind.

Das eindeutig positive Ergebnis dieser Gegenversuche (92% der Anflüge auf den Dressurduft zu 8% auf den Gegenduft) beweist, daß sich die beiden Blütenteile auch für die Bienen in ihrer *Duftqualität* unterscheiden. Sie lassen sich in kurzer

Tabelle 9. *Linum flavum* L.
Dressurduft: 15 äußere Kronblatteile; Gegenduft: 15 Saftmale

Datum	Zeit	Zahl der Anflüge	
		äußerer Kronblatteil	Saftmal
10. 7. 58	12^{20-25}	62	3
	13^{20-25}	52	8
	14^{20-25}	66	3
	15^{20-25}	31	1
11. 7. 58	12^{00-05}	93	11
	13^{00-05}	74	5
	14^{00-05}	39	9
	15^{00-05}	41	1
		458 (= 92%)	41 (= 8%)

Zeit auf jeden der beiden Düfte dressieren. So stellt also das „ultraviolette Saftmal" zugleich ein Duftmal her.

Alle nun folgenden Versuche führte ich in der gleichen Weise durch. Dressiert wurde meist 7 Std am Tage, wobei die Versuche von der 5. Std an alle Stunde erfolgten. Die Ergebnisse werden jetzt nur mehr als Gesamtsumme aus den Versuchen in Prozenten angegeben. Die statistische Sicherung erfolgte nach PÄTAU (1943).

Dressurversuche

Natürlich reichte das Material nicht aus, alle mit der menschlichen Nase untersuchten Blüten auch in Versuchen mit Bienen zu überprüfen. So griff ich aus den verschiedenen Gruppen einige Beispiele heraus, wobei Blumen mit langer Blühdauer besonders erwünscht waren.

A. Blüten mit ultraviolettem Saftmal

Untersucht wurden *Ranunculus acer* L., *Linum flavum* L., *Iris pseudacorus* L. und *Oenothera fruticosa* L.

Ranunculus acer L.

a) Nach einer Dressurzeit von 4—7 Std war das Ergebnis aus 11 Versuchen:
Anzahl der verwendeten Blüten: 15—20
Gesamtzahl der Anflüge: 435
Saftmal (Dressurduft): 74%
Außenteil (Gegenduft): 26%

b) Ergebnisse aus 6 Gegenversuchen (Außenteile gegen Saftmal):
Anzahl der verwendeten Blüten: 15—20
Gesamtzahl der Anflüge: 265
Äußerer Kronblatteil (Dressurduft): 85%
Saftmal (Gegenduft): 15%

c) Statistische Sicherung nach PÄTAU:
$t = 9{,}5$; $m = 15$; $p < 0{,}0002$

Linum flavum L. Diese Blüte wurde schon als Beispiel beschrieben. Es werden hier also nur noch die Ergebnisse der gesamten Versuche angegeben.

a) Dressur von Saftmal gegen äußeren Blütenteil:
Ergebnis aus 4 Versuchen:
Anzahl der verwendeten Blüten: 15
Gesamtzahl der Anflüge: 328
Saftmal (Dressurduft): 95%
Äußerer Blütenteil (Gegenduft): 5%

b) Dressur von äußerem Blütenteil gegen Saftmal:
Ergebnis aus 8 Versuchen:
Gesamtzahl der Anflüge: 499
Äußerer Blütenteil (Dressurduft): 92%
Saftmal (Gegenduft): 8%

Bei dieser Blüte war der Duftunterschied für die menschliche Nase besonders deutlich. Die Prozentzahlen beweisen, daß dies auch für die Bienen zutrifft.

c) Statistische Sicherung:
$t = 7{,}79$; $m = 10$; $p < 0{,}0002$

Iris pseudacorus L.

a) Dressur von Saftmal gegen äußeren Blütenteil:
Ergebnis aus 9 Versuchen:
Anzahl der verwendeten Blüten: 5
Gesamtzahl der Anflüge: 275
Saftmal (Dressurduft): 83% (227 Anflüge)
Äußerer Blütenteil (Gegenduft): 17% (48 Anflüge)

b) Dressur von äußerem Blütenteil gegen Saftmal:
Ergebnis aus 4 Versuchen:
Anzahl der verwendeten Blüten: 5
Gesamtzahl der Anflüge: 132
Äußerer Blütenteil (Dressurduft): 92% (121 Anflüge)
Saftmal (Gegenduft): 8% (11 Anflüge)

c) Statistische Sicherung:
$t = 11{,}45$; $m = 11$; $p < 0{,}0002$

Oenothera fruticosa L.

a) Dressur von Saftmal gegen den äußeren Blütenteil:
Ergebnis aus 17 Versuchen:
Anzahl der verwendeten Blüten: 10—12
Gesamtzahl der Anflüge: 578
Saftmal (Dressurduft): 69% (398 Anflüge)
Äußerer Blütenteil (Gegenduft): 31% (180 Anflüge)

b) Dressur von äußerem Blütenteil gegen Saftmal:
Ergebnis aus 22 Versuchen:
Anzahl der verwendeten Blüten: 10—12
Gesamtzahl der Anflüge: 940
Äußerer Blütenteil: (Dressurduft): 81% (760 Anflüge)
Saftmal (Gegenduft): 19% (180 Anflüge)

c) Statistische Sicherung:
$t = 6{,}2$; $m = 37$; $p < 0{,}0002$

Ergebnis. Bei allen vier untersuchten Blütenarten mit „ultraviolettem Saftmal" bestand sowohl für den Menschen als auch für die Bienen ein qualitativer Duftunterschied zwischen Basalteil und Kronblattaußenteil. Das „ultraviolette Saftmal" stellt also zugleich auch ein Duftmal dar.

B. Blüten ohne Saftmal

Aus dieser Gruppe wählte ich folgende Arten aus: *Cosmos bipinnatus* Cav., *Polyantha-Hybride* hybr. ht. (Cläre Grammerstorf), *Delphinium ajacis* L. und *Philadelphus coronarius* L.

Bei allen Blüten ohne Saftmal schnitt ich das basale Drittel aus, das etwa einem Saftmal entspricht, und dressierte neumarkierte Bienen darauf. Nach einer täglichen Dressurzeit von 4—7 Std kam ich zu folgenden Versuchsergebnissen:

Cosmos bipinnatus Cav.

a) Dressur von Basalteil des Kronblattes gegen äußeren Blütenteil:
Ergebnis aus 6 Versuchen:
Anzahl der verwendeten Blüten: 8
Gesamtzahl der Anflüge: 255
Basalteil des Kronblattes (Dressurduft): 85% (215 Anflüge)
Äußerer Blütenteil (Gegenduft): 15% (40 Anflüge)

b) Dressur von äußerem Blütenteil gegen Basalteil des Kronblattes:
Ergebnis aus 8 Versuchen:
Anzahl der verwendeten Blüten: 8
Gesamtzahl der Anflüge: 451
Äußerer Blütenteil (Dressurduft): 75% (339 Anflüge)
Basalteil des Kronblattes (Gegenduft): 25% (112 Anflüge)

c) Statistische Sicherung:
$t = 10{,}56$; $m = 12$; $p < 0{,}0002$

Obwohl bei dieser Blüte für den Menschen nur ein schwacher qualitativer Duftunterschied zwischen Innen- und Außenteil des Blütenblattes bestand, ließen sich die Bienen doch auf jeden der beiden Gerüche dressieren.

Polyantha-Hybride hbr. ht. (Cläre Grammerstorf)

a) Dressur von Basalteil gegen äußeren Blütenteil:
Ergebnis aus 10 Versuchen:
Anzahl der verwendeten Blüten: 6
Gesamtzahl der Anflüge: 606
Basalteil (Dressurduft): 71% (429 Anflüge)
Äußerer Blütenteil (Gegenduft): 29% (177 Anflüge)

b) Dressur von äußerem Blütenteil gegen Basalteil:
Ergebnis aus 10 Versuchen:
Anzahl der verwendeten Blüten: 8
Gesamtzahl der Anflüge: 339
Äußerer Blütenteil (Dressurduft): 79% (266 Anflüge)
Basalteil (Gegenduft): 21% (73 Anflüge)

c) Statistische Sicherung:
$t = 23{,}2$; $m = 16$; $p < 0{,}0002$

Delphinium ajacis L.

a) Dressur von Basalteil gegen äußeren Blütenteil:
Ergebnis aus 7 Versuchen:
Anzahl der verwendeten Blüten: 20—25
Gesamtzahl der Anflüge: 357

Basalteil (Dressurduft): 80% (286 Anflüge)
Äußerer Blütenteil (Gegenduft): 20% (71 Anflüge)

b) Dressur von äußerem Blütenteil gegen Basalteil:
Ergebnis aus 8 Versuchen
Anzahl der verwendeten Blüten: 20—25
Gesamtzahl der Anflüge: 284
Äußerer Blütenteil (Dressurduft): 86% (245 Anflüge)
Basalteil (Gegenduft): 14% (39 Anflüge)

c) Statistische Sicherung:
$t = 35{,}3$; $m = 13$; $p < 0{,}0002$

Philadelphus coronarius L.

a) Dressur von Blütengrund gegen äußeren Blütenteil:
Ergebnis aus 5 Versuchen:
Anzahl der verwendeten Blüten: 12
Gesamtzahl der Anflüge: 227
Blütenbasis (Dressurduft): 83% (189 Anflüge)
Äußerer Blütenteil (Gegenduft): 17% (38 Anflüge)

b) Statitische Sicherung:
$t = 12$; $n = 5$; $p < 0{,}0002$

Auch bei diesen vier von mir untersuchten Blütenarten ohne Saftmal bestätigten die Bienen den Duftunterschied zwischen Basalteil und Außenteil der Kronblätter, den ich schon im Versuch mit der menschlichen Nase nachgewiesen hatte. Der basale Kronblatteil scheint also in den allermeisten Fällen ein Duftmal darzustellen, auch wenn eine optische Zeichnung oder Begrenzungsfläche fehlt.

C. Blüten mit sichtbarem Saftmal

Um festzustellen, ob sichtbare Saftmale einen deutlicheren Duftunterschied zum äußeren Blütenblatteil aufweisen, als die Basalteile ungezeichneter Blüten zum Außenteil, mußte ich auch einige Versuche mit saftmaltragenden Blüten durchführen.

Ich verwendete *Papaver somniferum* L., *Tropaeolum majus* L., *Viola tricolor* L., *Papaver orientale* L. und *Papaver nudicaule-Hybriden* L.

Papaver somniferum L.

a) Dressur von Saftmal gegen äußeren Blütenteil:
Ergebnis aus 2 Versuchen:
Anzahl der verwendeten Blüten: 5
Gesamtzahl der Anflüge: 127
Saftmal (Dressurduft): 74%
Äußerer Blütenteil (Gegenduft): 26%

b) Statistische Sicherung:
$t = 4{,}5$; $n = 2$; $p = 0{,}045$

Tropaeolum majus L.

a) Dressur von Blütenblättern + Saftmal gegen Blütenkelch:
Ergebnis aus 2 Versuchen:
Anzahl der verwendeten Blüten: 8
Gesamtzahl der Anflüge: 85
Blütenblatt + Saftmal (Dressurduft): 87%
Kelchblätter (Gegenduft): 13%

b) Dressur von Blütenblättern + Saftmal gegen Blütenblätter ohne Saftmal:
Ergebnis aus 16 Versuchen:
Gesamtzahl der Anflüge: 1220
Anzahl der verwendeten Blüten: 8
Blütenblätter mit Saftmal (Dressurduft): 89%
Blütenblätter ohne Saftmal (Gegenduft): 11%

c) Statistische Sicherung:
$t = 23$; $m = 25$; $p < 0{,}0002$

d) Dressur von äußerem Blütenteil gegen Saftmal:
Ergebnis aus 11 Versuchen:
Anzahl der verwendeten Blüten: 8
Gesamtzahl der Anflüge: 669
Äußerer Blütenteil (Dressurduft): 87%
Saftmal (Gegenduft): 13%

e) Statistische Sicherung:
$t = 35{,}6$; $n = 11$; $p > 0{,}0002$

Viola tricolor L. Dressur von Saftmal gegen äußeren Blütenteil:
Ergebnis aus 1 Versuch:
Anzahl der verwendeten Blüten: 6
Gesamtzahl der Anflüge: 68
Saftmal (Dressurduft): 87%
Äußerer Blütenteil (Gegenduft): 13%

Papaver orientale L.

a) Dressur von Saftmal gegen äußeren Blütenteil:
Ergebnis aus 3 Versuchen:
Anzahl der verwendeten Blüten: 3
Gesamtzahl der Anflüge: 174
Saftmal (Dressurduft): 87%
Äußerer Blütenteil (Gegenduft): 13%

b) Statistische Sicherung:
$t = 9{,}4$; $n = 3$; $p = 0{,}0027$

Papaver nudicaule-hybriden L.

a) Dressur von Saftmal gegen äußeren Blütenteil:
Ergebnis aus 4 Versuchen:
Anzahl der verwendeten Blüten: 10
Gesamtzahl der Anflüge: 105
Saftmal (Dressurduft): 84%
Äußerer Blütenteil (Gegenduft): 16%

b) Statistische Sicherung:
$t = 7{,}4$; $n = 4$; $p = 0{,}002$

Der Vergleich zwischen den Versuchsergebnissen — Dressur auf die Basalteile saftmalfreier Blüten und Dressur auf sichtbare Saftmale — zeigt, daß die Dressur in beiden Fällen gleich gut gelingt.

D. Blüten die noch nicht auf UV-Reflexionen untersucht sind

Von den noch nicht auf UV-Saftmale untersuchten Blüten wählte ich *Senecio hessei* hybr. ht. und *Oenothera suaveolens* Desf.

Senecio hessei hybr. ht.

a) Dressur von Basalteil gegen äußeren Blütenteil:
Ergebnis aus 4 Versuchen:
Anzahl der verwendeten Blüten: 8
Gesamtzahl der Anflüge: 244
Basalteil (Dressurduft): 96% (235 Anflüge)
Äußerer Blütenteil (Gegenduft): 4% (9 Anflüge)

b) Dressur von äußerem Blütenteil gegen Basalteil:
Ergebnis aus 4 Versuchen:
Anzahl der verwendeten Blüten: 8
Gesamtzahl der Anflüge: 237
Äußerer Blütenteil (Dressurduft): 95% (266 Anflüge)
Basalteil (Gegenduft): 5% (11 Anflüge)

c) Statistische Sicherung:
$t = 45{,}3$; $m = 6$; $p < 0{,}0002$

Oenothera suaveolens Desf.

a) Dressur von Saftmal gegen äußeren Blütenteil:
Ergebnis aus 15 Versuchen:
Anzahl der verwendeten Blüten: 12—15
Gesamtzahl der Anflüge: 1066
Saftmal (Dressurduft): 71%
Äußerer Blütenteil (Gegenduft): 29%

b) Dressur von äußerem Blütenteil gegen Saftmal:
Ergebnis aus 11 Versuchen:
Anzahl der verwendeten Blüten: 12—15
Gesamtzahl der Anflüge: 610
Äußerer Blütenteil (Dressurduft): 67%
Saftmal (Gegenduft): 33%

c) Statistische Sicherung:
$t = 7{,}54$; $m = 24$; $p < 0{,}0002$

Bei beiden Blütenarten gelang die Dressur auf den Duft des Innen- wie auch des Außenteiles des Kronblattes. Es ist hier noch nicht nachgewiesen, ob es sich um ein reines Duftmal handelt, oder ob sich außerdem noch eine ultraviolette Markierung auf der Blüte findet.

E. Ornithophile Blüten

Die Duftdressur auf die verschiedenen Blütenblatteile der Vogelblumen war von besonderem Interesse. Zeigten sich auch für den Menschen keine besonderen Duftunterschiede, so bewies das doch noch nicht, ob dies auch für die Bienen gilt.

So wählte ich aus dem vorhandenen Material folgende Blütenarten aus, die mir in genügender Menge zur Verfügung standen: 1. *Salvia splendens* Sell., 2. *Hibiscus rosa-sinensis* L., 3. *Columnea microphylla* Kl. et Hanst., 4. *Fuchsia* hybr. ht. (außen rot — innen weiß), 5. *Fuchsia* hybr. ht. (außen rot — innen violett), 6. *Naegelia zebrina* (Paxt.) Reg., 7. *Canna indica* L., 8. *Episcia fulgida* (Lind.) Hook., 9. *Erythrina crista galli* L.

1. *Salvia splendens* Sell.

a) Dressur von innerem gegen äußeren Blütenteil, d. h. Blütenröhre gegen Blütenkelch:
Ergebnis aus 6 Versuchen:
Anzahl der verwendeten Blüten: 20
Gesamtzahl der Anflüge: 298
Blütenröhre (Dressurduft): 61%
Blütenkelch (Gegenduft): 39%

b. Dressur von Blütenkelch gegen Blütenröhre:
Ergebnis aus 5 Versuchen:
Anzahl der verwendeten Blüten: 20
Gesamtzahl der Anflüge: 219
Blütenkelch (Dressurduft): 45%
Blütenröhre (Gegenduft): 55%
c) Statistische Sicherung:
$t = 0{,}96$; $n = 9$; $p = 0{,}38$
d) Dressur von Blütenröhre gegen nichts:
Ergebnis aus 4 Versuchen:
Anzahl der verwendeten Blüten: 15
Gesamtzahl der Anflüge: 187
Blütenröhre (Dressurduft): 61%
Leeres Schälchen (Gegenduft): 39%
e) Statistische Sicherung:
$t = 0{,}59$; $n = 4$; $p = 0{,}6$

2. *Hibiscus rosa-sinensis* L.

a) Dressur von Saftmal gegen äußeren Blütenteil:
Ergebnis aus 3 Versuchen:
Anzahl der verwendeten Blüten: 1
Gesamtzahl der Anflüge: 99
Saftmal (Dressurduft): 34%
Äußerer Blütenteil (Gegenduft): 66%
b) Dressur von äußerem Blütenteil gegen Saftmal:
Ergebnis aus 4 Versuchen:
Anzahl der verwendeten Blüten: 1
Gesamtzahl der Anflüge: 357
Äußerer Blütenteil (Dressurduft): 48%
Saftmal (Gegenduft): 52%
c) Statistische Sicherung:
$t = 1{,}16$; $n = 5$; $p = 0{,}3$

3. *Columnea microphylla* KL. ET HANST.

a) Dressur von Blüteninnenteil gegen Blüteraußenteil:
Ergebnis aus 6 Versuchen:
Anzahl der verwendeten Blüten: 10
Gesamtzahl der Anflüge: 121
Blüteninnenteil (Dressurduft): 45%
Blütenaußenteil (Gegenduft): 55%
b) Dressur von Blütenaußenteil gegen Blüteninnenteil:
Ergebnis aus 4 Versuchen:
Anzahl der verwendeten Blüten: 10
Gesamtzahl der Anflüge: 270
Blütenaußenteil (Dressurduft): 51%
Blüteninnenteil (Gegenduft): 49%
c. Statistische Sicherung:
$t = 0{,}64$; $n = 8$; $p = 0{,}54$

4. *Fuchsia* hybr. ht.
(außen rot — innen weiß)

a) Dressur von weißer Blüte gegen roten Kelch:
Ergebnis aus 7 Versuchen:
Gesamtzahl der Anflüge: 208
Weiße Blütenblätter (Dressurduft): 56%
Rote Kelchblätter (Gegenduft): 44%
b) Dressur von rotem Kelch gegen weiße Blüte:
Ergebnis aus 4 Versuchen:
Anzahl der verwendeten Blüten: 6
Gesamtzahl der Anflüge: 376
Roter Kelch (Dressurduft): 41%
Weiße Blüte (Gegenduft): 59%
c) Statistische Sicherung:
$t = 2{,}02$; $n = 9$; $p = 0{,}07$

5. *Fuchsia* hybr. ht.
(außen rot — innen violett)

a) Dressur von violetter Blüte gegen roten Kelch:
Ergebnis aus 5 Versuchen:
Anzahl der verwendeten Blüten: 6
Gesamtzahl der Anflüge: 257
Innere Blütenblätter (Dressurduft): 44%
Äußere Blütenblätter (Gegenduft): 56%
b) Dressur von rotem Kelch gegen violette Blüte:
Ergebnis aus 4 Versuchen:
Anzahl der verwendeten Blüten: 6
Gesamtzahl der Anflüge: 271
Roter Kelch (Dressurduft): 50%
Violette Blüte (Gegenduft): 50%
c) Statistische Sicherung:
$t = 1{,}004$; $n = 10$; $p = 0{,}34$

6. *Naegelia zebrina* (PAXT.) REG.

a) Dressur von Blütenröhre gegen Außenteil:
Ergebnis aus 5 Versuchen:
Anzahl der verwendeten Blüten: 10
Gesamtzahl der Anflüge: 255
Blütenröhre (Dressurduft): 47%
Außenteil (Gegenduft): 53%
b) Dressur von Außenteil gegen Blütenröhre:
Ergebnis aus 4 Versuchen:
Anzahl der verwendeten Blüten: 10
Gesamtzahl der Anflüge: 315
Äußerer Blütenteil (Dressurduft): 48%
Blütenröhre (Gegenduft): 52%
c) Statistische Sicherung:
$t = 0{,}55$; $n = 7$; $p = 0{,}6$

7. *Episcia fulgida* (LIND.) HOOK.

a) Dressur von Blütenröhre gegen Blütenzipfel
Ergebnis aus 5 Versuchen:
Anzahl der verwendeten Blüten: 8
Gesamtzahl der Anflüge: 340
Blütenröhre (Dressurduft): 42%
Blütenzipfel (Gegenduft): 58%
b) Statistische Sicherung:
$t = 3$; $n = 5$; $p = 0{,}03$

8. *Erythrina crista galli* L.

a) Dressur von Saftmal gegen Außenteil:
Ergebnis aus 5 Versuchen:
Anzahl der verwendeten Blüten: 8
Gesamtzahl der Anflüge: 148
Saftmal (Dressurduft): 45%
Äußerer Blütenteil (Gegenduft): 55%
b) Statistische Sicherung:
$t = 0{,}5$; $n = 5$; $p = 0{,}6$

9. *Canna indica* L.

a) Dressur von Saftmal (Blütenröhre + Labellum) gegen fertile + sterile Staubblätter:
Ergebnis aus 8 Versuchen:
Anzahl der verwendeten Blüten: 3
Gesamtzahl der Anflüge: 417
Saftmal (Dressurduft): 42%
Staubblätter (Gegenduft): 58%
b) Dressur von fertilen + sterilen Staubblättern gegen das Saftmal:
Ergebnis aus 12 Versuchen:
Anzahl der verwendeten Blüten: 3
Gesamtzahl der Anflüge: 1039
Staubblätter (Dressurduft): 46%
Saftmal (Gegenduft): 54%

c) Statistische Sicherung:
$t = 1{,}04$; $m = 17$; $p = 0{,}3$

10 *Penstemon gentianoides* G. Don.

a) Dressur von Saftmal gegen äußeren Blütenteil:
Ergebnis aus 3 Versuchen:
Anzahl der verwendeten Blüten: 10
Gesamtzahl der Anflüge: 272
Saftmal (Dressurduft): 45%
Äußerer Blütenteil (Gegenduft): 55%

b) Dressur von äußerem Blütenteil gegen Saftmal:
Ergebnis aus 6 Versuchen:
Anzahl der verwendeten Blüten 10
Gesamtzahl der Anflüge: 491
Äußerer Blütenteil (Dressurduft): 52%
Saftmal (Gegenduft): 48%

c) Statistische Sicherung:
$t = 0{,}09$; $m = 7$; $p = 0{,}95$

Bei keiner der 10 untersuchten Vogelblumenformen gelang mir eine positive Dressur mit Bienen, weder auf den Duft des Kronblattinnenteils, noch auf den des Außenteils. Unterschiede waren statistisch nicht zu sichern, selbst bei Blüten mit gut ausgeprägtem Saftmal. Es scheint, daß bei Vogelblumen der geruchliche Faktor völlig zugunsten des optischen Faktors zurückgetreten ist.

F. Prüfung des Pollenduftes mit Bienen

I. Bei Insektenblumen

1. *Oenothera fruticosa* L.

a) Dressur von Staubblättern gegen Blüte:
Ergebnis aus 7 Versuchen:
Anzahl der verwendeten Blüten: 8
Gesamtzahl der Anflüge: 422
Staubblätter (Dressurduft): 91%
Blüte (Gegenduft): 9%

b) Dressur von Blüte gegen Staubblätter:
Ergebnis aus 4 Versuchen:
Anzahl der verwendeten Blüten: 8
Gesamtzahl der Anflüge: 270
Blüte (Dressurduft): 94%
Staubblätter (Gegenduft): 6%

c) Statistische Sicherung:
$t = 26{,}8$; $m = 9$; $p < 0{,}0002$

2. *Polyantha*-Rose hbr. ht. (Wildfire)

a) Dressur von Pollen gegen Blüte:
Ergebnis aus 6 Versuchen:
Anzahl der verwendeten Blüten: 6
Gesamtzahl der Anflüge: 257
Pollen (Dressurduft): 84%
Blüte (Gegenduft): 16%

b) Dressur von Blüte gegen Pollen:
Ergebnis aus 8 Versuchen:
Anzahl der verwendeten Blüten: 6
Gesamtzahl der Anflüge: 367
Blüte (Dressurduft): 88%
Pollen (Gegenduft): 12%

c) Statistische Sicherung:
$t = 9{,}97$; $m = 12$; $p < 0{,}0002$

Auch die positiven Ergebnisse der Bienendressuren auf den Duft des Pollens konnten statistisch gesichert werden. Sie beweisen, daß sich der Pollen der Insektenblumen auch für die Bienen geruchlich von der Blüte abhebt.

II. Bei Vogelblumen

1. *Columnea hirta* Kl. et. Hanst.

a) Dressur von Staubblättern gegen die Blüte:
Ergebnis aus 6 Versuchen:
Anzahl der verwendeten Blüten: 6
Gesamtzahl der Anflüge: 251
Staubblätter (Dressurduft): 60%
Blüte (Gegenduft): 40%

b) Statistische Sicherung:
$t = 1$; $n = 6$; $p = 0{,}35$

2. *Erythrina crista galli* L.

a) Dressur von Staubblättern gegen die Blüte:
Ergebnis aus 3 Versuchen:
Anzahl der verwendeten Blüten: 8
Gesamtzahl der Anflüge: 83
Staubblätter (Dressurduft): 36%
Blüte (Gegenduft): 64%

b) Statistische Sicherung:
$t = 3{,}6$; $n = 3$; $p = 0{,}05$

3. *Fuchsia* hybr. ht.
(außen rot — innen violett)

a) Dressur von Staubblättern gegen die innere Blütenkrone:
Ergebnis aus 12 Versuchen:
Anzahl der verwendeten Blüten: 8
Gesamtzahl der Anflüge: 572
Staubblätter (Dressurduft): 46%
Innere Blütenkrone (Gegenduft): 54%

b) Statistische Sicherung:
$t = 1$; $n = 11$; $p = 0{,}4$

4. *Salvia splendens* Sell.

a) Dressur von Staubblättern gegen die innere Blütenröhre:
Ergebnis aus 21 Versuchen:
Anzahl der verwendeten Blüten: 20
Gesamtzahl der Anflüge: 1242
Staubblätter (Dressurduft): 63%
Innere Blütenröhre (Gegenduft): 37%

b) Dressur von Blütenröhre gegen Staubblätter:
Ergebnis aus 2 Versuchen:
Anzahl der verwendeten Blüten: 20
Gesamtzahl der Anflüge: 87
Blütenröhre (Dressurduft): 52%
Staubblätter (Gegenduft): 48%
c) Statistische Sicherung:
$t = 1{,}13$; $m = 21$; $p = 0{,}3$
d) Dressur von Staubblättern gegen Blütenkelch:
Ergebnis aus 11 Versuchen:
Anzahl der verwendeten Blüten: 20
Gesamtzahl der Anflüge: 740
Staubblätter (Dressurduft): 71%
Blütenkelch (Gegenduft): 29%
e) Statistische Sicherung:
$t = 4$; $n = 11$; $p < 0{,}0027$
f) Dressur von Staubblättern gegen nichts:
Ergebnis aus 2 Versuchen:
Anzahl der verwendeten Blüten: 20
Gesamtzahl der Anflüge: 66
Staubblätter (Dressurduft): 85%
Nichts (Gegenduft): 15%
g) Statistische Sicherung:
$t = 6{,}6$; $n = 2$; $p = 0{,}02$

5. *Naegelia zebrina* (PAXT.) REG.
a) Dressur von Staubblättern gegen die Blüte:
Ergebnis aus 6 Versuchen:
Anzahl der verwendeten Blüten: 8
Gesamtzahl der Anflüge: 447
Staubblätter (Dressurduft): 54%
Blüte (Gegenduft): 46%
b) Statistische Sicherung:
$t = 0{,}7$; $n = 6$; $p = 0{,}5$

6. *Penstemon gentianoides* G. DON.
a) Dressur von Staubblättern gegen die Blüte:
Ergebnis aus 8 Versuchen:
Anzahl der verwendeten Blüten: 8
Gesamtzahl der Anflüge: 424
Staubblätter (Dressurduft): 72%
Blüte (Gegenduft): 28%
b) Dressur von Blüte gegen Staubblätter:
Ergebnis aus 11 Versuchen:
Anzahl der verwendeten Blüten: 8
Gesamtzahl der Anflüge: 382
Blüte (Dressurduft): 87%
Staubblätter (Gegenduft): 13%
c) Statistische Sicherung:
$t = 4{,}32$; $m = 19$; $p = 0{,}0003$

Bei den Vogelblumen gelang nur in 2 von 6 Fällen eine einwandfreie Differenzdressur zwischen dem Duft des Pollens und der pollenfreien Blüten. Bei 4 Blütenarten konnten die Ergebnisse nicht statistisch gesichert werden.

Diskussion der Ergebnisse

Anknüpfend an frühere Arbeiten (HUBER 1943 und LEX 1954) prüfte ich teilweise dieselben Blüten wie LEX (1954), wobei ich in allen Fällen mit ihren Ergebnissen übereinstimmte. (Dies gilt auch für die noch nicht auf UV untersuchten Blumen.) Außerdem aber war interessant, ob diese Geruchsdifferenzen an das optische Saftmal gebunden sind, oder ob sie auch bei Blüten auftreten, die kein Muster aufweisen sowie an solchen, bei denen es im ultravioletten Bereich liegt. DAUMER (1958) hatte zahlreiche Blumen auf UV-Reflexion untersucht, und an Hand dieses Materials konnte ich die geeignetsten Blüten heraussuchen und auf Duftunterschiede testen. Die Ergebnisse aller Versuche mit Insektenblumen zeigten, daß 96% der 80 untersuchten Blütenarten eine Duftmarkierung des Kronblattinnenteiles gegenüber dem Außenteil aufwiesen. Es sind also Duftmale in der Pflanzenwelt viel weiter verbreitet als optische Saftmale. (Von 172 untersuchten Blütenarten wiesen 59% ein optisches Saftmal auf.) Für die menschliche Nase kamen die Geruchsunterschiede dadurch zustande, daß der Innenteil 1. entweder einen stärkeren und anderen oder 2. einen gleich starken und anderen oder 3. einen stärkeren und gleichen Duft ausgebildet hatte. Dabei ließ sich bei höher differenzierten Blüten deutlich eine Tendenz zur besseren Kennzeichnung des Zuganges zum Nektar feststellen.

Offenbar hat sich zusammen mit dem Saftmal auch eine bessere Geruchsmarkierung entwickelt, wenigstens könnte man meines Erachtens die Differenz von 77% gegen 50% qualitativ anderen Duftes bei Blüten mit Saftmal gegen Blüten ohne Saftmal so erklären (Tabelle 10). Bei den Dressurversuchen an 15 Insektenblumenarten unterschieden die Bienen eindeutig den Innen- vom Außenteil. Die oben beschriebene Differenz zwischen saftmaltragenden Blüten und solchen ohne Muster ließ sich allerdings bei den Versuchen nicht herausarbeiten. Bei diesen spielen die wechselnden Außenfaktoren eine Rolle, so daß kleine quantitative Unterschiede nicht zu erfassen sind.

Meine Ergebnisse stehen auch in Einklang mit den Arbeiten und Theorien E. E. Lepiks (1957 u. a.), in denen festgestellt wurde, daß die Bienen im Laufe der Zeit solche Blüten „herauszüchteten", die schon auf größere Entfernung durch Form und Farbe eine gute Nektarquelle versprechen und diese entsprechend auch durch Geruch kennzeichnen. Eine Weiterentwicklung führte dann dazu, den Safthalter durch ein Saftmal besonders hervorzuheben. Hand in Hand mit dieser zunehmenden Augenfälligkeit lief wahrscheinlich auch die Tendenz zur geruchlichen Markierung des Nektariums. Die ursprünglich geruchlosen Blüten begannen einen Duft zu entwickeln, der sich zunächst über die ganze Blume verteilte, dann an der Blütenblattbasis konzentrierte und als höchste Entwicklungsstufe sogar in seiner Qualität gegenüber dem Außenteil unterschied. Auch die Tatsache, daß die meisten Insektenblüten für uns ausgesprochen angenehm und „blumig" duften, muß wohl auf eine „Züchtung" durch die Bestäuber zurückgeführt werden.

Tabelle 10. *Geruchliche Markierung des Innenteils von Blüten mit und ohne Saftmal*[1]

Duftbeschaffenheit	Blüten mit Saftmal (n = 26)	Blüten ohne Saftmal (n = 42)
Qualitativ anders .	77%	50%
Qualitativ gleich, aber stärker . . .	23%	45%
Qualitativ und quantitativ gleich.	—	5%

Die Vogelblumen verhalten sich nämlich in dieser Beziehung grundsätzlich anders. Meine Untersuchungen bestätigten die Angaben Porschs (1927), daß ornithophile Blüten im Vergleich mit Insektenblumen einen viel schwächeren Duft ausgebildet haben, der sich auch in seiner Qualität unterscheidet. Ihr Geruch erinnert an Pilze, Rettiche, Kraut usw., ist also in seiner Beschaffenheit mehr „dumpf und modrig", ganz im Gegensatz zu den wohlriechenden „süßlichduftenden" Insektenblumen. Geruchliche Unterschiede zwischen Basal- und Außenteil der Blüte bzw. Kelch und Krone treten hier zwar auch auf, sind aber mehr zufällig

[1] Die noch nicht auf UV-Saftmale untersuchten Blüten konnten dabei nicht in die Tabelle mit einbezogen werden.

verteilt, so daß einmal der Innenteil, das andere Mal der Außenteil intensiver duftet. Allem Anschein nach ist hier die biologisch sinnvolle Verteilung des Duftes auf der Blütenblattfläche noch nicht durch die Bestäuber herausgezüchtet worden. Es ist naheliegend einen Zusammenhang zwischen der geringen Duftausbildung und der allgemein bekannten geringen Entwicklung des Geruchssinnes der Vögel anzunehmen. Da Kolibris überhaupt keine Riechnerven mehr ausgebildet haben (PORSCH 1925), wären starke Blumendüfte sinnlos. Die Anlockung wird allein der leuchtenden Farbenpracht der Blüten überlassen. Besonders häufig tritt dabei Rot auf, das, wie viele Versuche gezeigt haben, Vögel besonders gut sehen und für viele den höchsten Reizwert besitzt (STRESEMANN 1927—1934, KNOLL 1956). Dieses Rot ist keineswegs eine häufige Blumenfarbe und es gibt zu denken, daß Vertreter der verschiedensten Pflanzengruppen — Labiaten, Aloearten, Iridaceen, Leguminosen — sie annehmen, wenn sie vogelblütig werden (SCOTT-ELLIOT 1890). Optische Saftmale sind vorhanden und dienen gewiß auch hier als Wegweiser zur Futterquelle: Bei 13 von 19 untersuchten Blütenarten war ein Saftmal gegeben.

Die Bienendressur bewies dann die Unfähigkeit der Bienen, den Innenteil vom Außenteil ornithophiler Blüten geruchlich zu unterscheiden: Zehn Vogelblumenformen wurden geprüft; ein Dressurerfolg konnte in keinem Falle statistisch nachgewiesen werden. Dies ist wohl in erster Linie auf die geringe Duftintensität und die zu schwachen Geruchsunterschiede der beiden Blütenteile zurückzuführen. Möglich wäre natürlich auch, daß das Geruchsorgan der Bienen auf die völlig anders gearteten Düfte der Vogelblumen gar nicht anspricht (v. FRISCH 1919). Allem Anschein nach spielen Apiden bei der Bestäubung dieser Blüten keine Rolle mehr bzw. ging ihnen auf Grund der Absonderung des Nektars in langen Röhren die Fähigkeit dazu verloren.

Die Ergebnisse der Pollenversuche zeigten eine ähnliche Tendenz der Geruchsentwicklung wie sie bei den Blüten selbst festgestellt wurde. Die Tatsache, daß sich der Duft des Pollens meist in charakteristischer Weise von dem der Blüte unterscheidet (v. FRISCH 1923), konnte ich mit meinen Versuchen bestätigen. Während die geruchliche Markierung (anders oder stärker als die Blüte) bei den Insektenblumen 100% war (17 Arten), hob sich der Pollen ornithophiler Blüten nur bei 43% der 28 untersuchten Arten geruchlich ab, wobei bei 5 Formen gar kein Unterschied zu bemerken war. Die Geruchsverteilung ist also auch hier eine zufällige. Ähnlich liegen die Verhältnisse bei den Windblütlern, bei denen regellos einmal der Pollen und einmal der Blütenstand geruchlich markiert ist. Die wenigen Bienendressuren bestätigten diese Tatsache. Ein Dressurerfolg konnte bei beiden Insektenblumenarten, aber nur bei 2 von 6 untersuchten Vogelblumenformen statistisch nachgewiesen werden. Bei den Gramineen trat zwar bei 92% der geprüften

Fälle ein Duftunterschied des Pollens gegenüber dem Blütenstand auf, der Geruch war aber im ganzen gesehen von viel schwächerer Intensität und ganz anderer Qualität („grasig") als der der Insektenblumen.

Stellen wir nun abschließend die Merkmale der Insektenblumen denen der Vogelblumen gegenüber, so sehen wir, daß in beiden Fällen alles in schönster Weise auf die Bestäubung der Blüten abgestimmt ist. Während bei den entomophilen Blüten der Duft bei der Fernanlockung neben Farbe und Gestalt (v. Frisch 1914) eine große Rolle spielt, tritt er bei den Vogelblumen ganz in den Hintergrund. Bei ihnen weisen allein die leuchtenden Farben den Vögeln den Weg zum guten Futterplatz. Zur besseren Nahorientierung dienen den Insekten neben den sichtbaren Saftmalen noch Duftmale: geruchliche Unterschiede zwischen Innen- und Außenteil der Blütenblätter. Ornithophile Blüten dagegen besitzen nur optische Muster, entsprechend der guten Ausbildung des Sehorganes der Vögel.

Zusammenfassung

1. Bei der Prüfung *entomophiler Blüten* mit der menschlichen Nase wurden die Befunde von Th. Lex bestätigt, daß sich das sichtbare Saftmal auch geruchlich vom umgebenden Bereich der Blumenblätter abhebt (Duftmal). Bei 14 untersuchten Blütenarten mit für uns unsichtbarem Saftmal im UV-Bereich erwies sich auch dieses ausnahmslos zugleich als Duftmal. Aber auch bei 42 untersuchten Blütenformen *ohne* optisches Saftmal hebt sich meistens der Zugang zur Futterquelle, also der innere Blütenteil, vom äußeren geruchlich ab. Das bedeutet, daß Duftmale weiter verbreitet sind als optische Saftmale.

2. An 27 geprüften *ornithophilen Blütenarten* zeigte sich nur eine außerordentlich schwache Duftentwicklung. Trotzdem ließen sich in den meisten Fällen auch hier Duftunterschiede zwischen inneren und äußeren Blütenteilen feststellen; im Gegensatz zu den Insektenblumen war aber hier ebensooft der äußere wie der innere Blütenteil durch stärkeren Duft ausgezeichnet.

3. Der *Pollen* duftet bei entomophilen Blüten meist stärker und qualitativ anders als die Blütenblätter. Bei Windblütlern und bei Vogelblumen ist der Pollenduft sehr schwach. Im Verhältnis zum Duft der Blütenblätter besteht in quantitativer und qualitativer Hinsicht keine Regel.

4. Bei 15 geprüften *entomophilen* Blütenarten mit sichtbarem Saftmal, mit Saftmal im UV-Bereich und ohne Saftmal ließ sich die mit der menschlichen Nase festgestellte Abhebung des Duftmales durch abweichende Duftqualität in *Dressurversuchen mit Bienen* ausnahmslos bestätigen.

5. Bei 10 *ornithophilen* Blütenarten (mit und ohne optisches Saftmal) ist eine entsprechende Differenzdressur mit Bienen in keinem Falle gelungen.

6. Bienendressuren auf Pollenduft gegenüber pollenfreien Blüten ergaben bei 2 geprüften Insektenblüten eine scharfe Unterscheidung, während bei den Vogelblumen eine einwandfreie Differenzdressur nur in 2 von 6 Fällen gelang.

7. Es ist anzunehmen, daß der starke Duft und die biologisch sinnvolle Duftverteilung bei entomophilen Blüten durch Selektion aus Vorstufen entwickelt wurde, wie sie heute noch bei ornithophilen Blüten mit ihren schwachen und regellos verteilten Duftfeldern gegeben sind.

Literatur

Daumer, K.: Reizmetrische Untersuchungen des Farbensehens der Bienen. Z. vergl. Physiol. **38**, 413—478 (1956).

Daumer, K.: Blumenfarben, wie sie die Bienen sehen. Z. vergl. Physiol. **41**, 49—110 (1958).

Forel, A.: Das Sinnesleben der Insekten . München 1910.

Frisch, K. v.: Farben- und Formensinn der Biene. Zool. Jb., Abt. allg. Zool. u. Physiol. **35**, 1—188 (1914).

Frisch, K. v.: Über den Geruchsinn der Biene. Zool. Jb., Abt. allg. Zool. u. Physiol. **37**, 1—238 (1919).

Frisch, K. v.: Über die „Sprache" der Bienen. Zool. Jb., Abt. allg. Zool. u. Physiol. **40**, 1—186 (1923).

Frisch, K. v.: Über den Geschmacksinn der Biene. Z. vergl. Physiol. **21**, 1—156 (1935).

Huber, M.: Über Saftmale bei Blumen. Unveröffentlichte Staatsexamensarbeit. München 1943.

Knoll, F.: Die Biologie der Blüte. Verständliche Wissenschaft, Bd. 57. Berlin-Göttingen-Heidelberg: Springer 1956.

Knuth, P.: Handbuch der Blütenbiologie. Leipzig 1898—1905.

Leppik, E. E.: Über die Evolution der Blüte. Sendbrief aus dem Institut für Gärtner. Oktober 1948.

Leppik, E. E.: Some viewpoints on the origin and evolution of flowering plants. Acta biotheor. (Leiden) **11**, Pars II (1955).

Leppik, E. E.: Evolutionary relationship between entomophilous plants and antophilous insects. Evolution **11** (4) (Dez. 1957).

Lex, Th.: Duftmale an Blüten. Z. vergl. Physiol. **36**, 212—234 (1954).

Pätau, K.: Zur statistischen Beurteilung von Messungsreihen. Biol. Zbl. **63**. 152—168 (1943).

Porsch, O.: Vogelblumen. Umschau **29** (4) (1925).

Porsch, O.: Vogelblume und Blumenvogel. Frohes Schaffen. 1927.

Porsch, O.: Grellrot als Vogelblumenfarbe. Biol. generalis (Wien) **7** (1931).

Richtmyer, F. K.: The reflection of ultraviolet by flowers. J. opt. Soc. Amer. **7**, 151 (1923).

Scott-Elliot: In Handbuch der Zoologie von Kükenthal, Aves 7, bearbeitet von Stresemann. 1927—1934.

Sprengel, Chr. C.: Das entdeckte Geheimnis der Natur im Bau und in der Befruchtung der Blumen. Wissenschaftliche Classiker in Fasamile-Drucken, VII. Berlin 1793.

Stresemann, E.: Handbuch der Zoologie von Kükenthal, Aves 7, 2. Hälfte. Berlin und Leipzig 1927—1934.

Dr. Alexandra Freiin von und zu Aufsess,
Zoologisches Institut der Universität München 2, Luisenstr. 14

Zeitschrift für vergleichende Physiologie 43, 499—517 (1960)

Aus dem Hydrobiologischen Laboratorium der Universität Wisconsin (USA) und dem Zoophysiologischen Institut der Universität Tübingen

LAUTE UND LAUTERZEUGUNG BEIM SÜSSWASSERTROMMLER *APLODINOTUS GRUNNIENS* RAFINESQUE (SCIAENIDAE, PISCES)*

Von

HANS SCHNEIDER und ARTHUR D. HASLER

Mit 8 Textabbildungen

(Eingegangen am 13. Juni 1960)

Inhalt

Seite

Einleitung 499
Die Lautproduktion der Fische 500
Der Lautapparat 502
Vergleichende Untersuchung der Lautorgane 505
Zur Arbeitsweise des Lautapparates 508
Die Laute des Süßwassertrommlers 509
Diskussion 514
Summary 516
Literatur 517

Einleitung

Nach neueren Untersuchungen sind Lautäußerungen bei Fischen keineswegs so vereinzelt wie bisher angenommen wurde (FISH 1948, 1954; FISH, KELSEY u. MOWBRAY 1952; MOULTON 1958; WINN u. STOUT, im Druck). Die lauterzeugenden Mechanismen sind vielgestaltig und lassen vermuten, daß nicht alle vorkommenden Laute gleich bedeutsam sind. Es erscheint fraglich, ob solche, die durch Zusammenklappen der Kiefer oder durch Reiben von Schlundzähnen entstehen, in allen Fällen biologische Bedeutung haben. Dagegen sind andere, die auf die Tätigkeit spezieller, der Lautproduktion dienender Einrichtungen zurückgehen, ohne Zweifel Ausdruck einer bestimmten Lebensweise. Ihre Bedeutung ist auf zwei verschiedenen Gebieten zu suchen. Sie können ein Mittel darstellen, das der Verständigung der Geschlechter dient (TAVOLGA 1958), daneben könnten sie auch in Form einer Echopeilung zur Orientierung verwendet werden (GRIFFIN 1955).

Ein wohlausgebildeter Lautapparat zeichnet auch die vorwiegend marinen Umberfische (Sciaenidae) aus. Schon DUFOSSÉ (1874) und

* Die Untersuchungen wurden im Sommer 1959 während eines sechsmonatigen Aufenthaltes in den USA durchgeführt und durch Mittel ermöglicht, die Prof. HASLER von seiten des Office of Naval Research zur Verfügung standen.

SÖRENSEN (1884) beschäftigten sich mit der Frage der Lauterzeugung bei diesen Fischen, aber erst SMITH (1905) erkannte die Zusammenhänge des lauterzeugenden Mechanismus richtig, als er den Lautapparat einiger, in den Küstengewässern der USA heimischer Arten untersuchte. Wenig später befaßte sich TOWER (1908) beim Squeteague *(Cynoscion regalis)* eingehender mit der Wirkungsweise dieses Lautapparates. In jüngster Zeit berichtete DIJKGRAAF (1947) von *Corvina nigra*, einer im Mittelmeer lebenden Art, daß hier ebenfalls die Fähigkeit zur Lauterzeugung vorhanden ist. Von Süßwasser bewohnenden Formen liegen dagegen nur spärliche Angaben vor (SANTOS 1952). Auch der Süßwassertrommler[1], der in seinen heimischen Gewässern im östlichen Teil der USA vielfach in großer Zahl vorkommt und deshalb wirtschaftliche Bedeutung hat, blieb völlig unberücksichtigt. Ziel der vorliegenden Arbeit war daher, bei dieser Art die Entwicklung und den Bau des lauterzeugenden Mechanismus zu studieren, ferner die Bedeutung und die physikalischen Eigenschaften der Laute zu analysieren.

Die Lautproduktion der Fische

Durch Beobachten der Fische auf dem offenen See und im Aquarium versuchten wir, Hinweise auf den Sinn der Laute zu bekommen und nach Möglichkeit Einzelheiten des Verhaltens zu finden. Bei den Versuchen, die Fische im Aquarium zu halten, stellten sich jedoch große Schwierigkeiten ein. Es gelang nicht, den Tieren im Laboratorium Bedingungen zu bieten, die einen normalen Ablauf des Verhaltens gewährleisteten. Die Ergebnisse fußen daher fast ganz auf Beobachtungen, die auf dem offenen See gewonnen wurden.

Als am besten geeignetes Gewässer bot sich der Lake Winnebago an. Es ist ein großer seichter See mit einer Fläche von 556 qkm und einer durchschnittlichen Tiefe von 5 m (WIRTH 1959). Der Süßwassertrommler ist in diesem See der zweithäufigste Fisch. Er bevorzugt keine besonderen Regionen, sondern besiedelt ihn gleichmäßig dicht. Das Arbeitsgebiet lag an der Westseite in der Nähe der Stadt Oshkosh und erstreckte sich nach Norden bis zur Thrones Bay, nach Süden bis zum Long Point Reef. Die Beobachtungen wurden von Mitte April bis Ende September durchgeführt. Großzügige Unterstützung des Conservation Department in Oshkosh erleichterte die Arbeit erheblich. Vor allem danken wir TOM WIRTH und seinen Mitarbeitern für die vorbildliche Zusammenarbeit.

Der Süßwassertrommler ist ein spät laichender Fisch. Unter günstigen Bedingungen beginnt die Laichzeit Anfang Juni und zieht sich

[1] Süßwassertrommler ist die deutsche Übersetzung des in den USA geläufigen Namens *freshwater drum*.

häufig über eine längere Periode hin. In manchen Jahren sind Mitte Juli, ja noch im August laichende Fische beobachtet worden. Außer der Bereitschaft der Fische spielt die Wassertemperatur die ausschlaggebende Rolle für den Beginn und die Dauer der Laichzeit. Die Temperatur muß mindestens 20° C betragen, damit die Fische in Laichstimmung kommen (Wirth 1958). Die Ergebnisse sind daher stets unter Berücksichtigung der Temperatur- und Wetterverhältnisse zu betrachten.

Im zeitigen Frühjahr trommelten die Fische noch nicht. Die ersten kurzen und wenig wiederholten Laute konnten Ende April und Anfang Mai gehört werden. Öfter trommelten die Fische erst in der zweiten Maihälfte, als die Wassertemperatur auffällig zu steigen begann. 1959 stieg vom 28. April bis 28. Mai die Wassertemperatur im Lake Winnebago von 6 auf 19° C. In der zweiten Maihälfte waren die Laute häufiger zu hören, da mehr Fische trommelten und die Laute länger dauerten. Bei anhaltend schönem Wetter stieg bald darauf die Wassertemperatur auf 20° C. Damit war eine wichtige Voraussetzung für den Beginn des Laichens erfüllt. Die Trommeltätigkeit der Fische stieg weiter an und erreichte vor und während der Laichzeit den Höhepunkt. Dabei stellte sich ein täglicher Rhythmus ein. An diesen Tagen — es war zwischen dem 4. und 8. Juni — herrschte morgens bis etwa gegen 10 Uhr vollkommene Ruhe, obwohl die Sonne am wolkenlosen Himmel schon hoch stand und die Lufttemperatur bei 23° C lag. Einzelne Fische begannen während der darauffolgenden Stunden zu trommeln. Zwischen 12 und 13 Uhr änderte sich die Situation schnell. Die Zahl der trommelnden Fische nahm nun sehr rasch zu, und von etwa 14 Uhr an schienen alle reifen Männchen zu trommeln. Um diese Zeit war regelmäßig ein einheitliches und intensives Brummen vernehmbar, aus dem die Laute einzelner Individuen nur mit Mühe herausgehört werden konnten. Dieses Trommelkonzert hielt während der nächsten Stunden unvermindert an. Erst gegen 19 Uhr ging die Zahl der trommelnden Fische merklich zurück. Bei Sonnenuntergang waren nur mehr wenige Fische zu hören, die bald darauf ebenfalls verstummten. Sofern keine Bewölkung herrschte, wiederholte sich das täglich.

Die zeitliche Begrenzung der Trommeltätigkeit auf den Nachmittag ist auffällig. Die Sonneneinstrahlung und die Wassertemperatur dürften hierfür die Ursachen sein. An einem dieser Tage war der Himmel überwiegend bewölkt, und die Tiere blieben stumm. Als es gegen 15 Uhr aufklarte, begannen bald darauf die Fische, in steigendem Maße zu trommeln. Die Sonneneinstrahlung kann aber nicht die einzige Ursache sein, denn auch am Morgen, wenn die Fische noch nicht trommeln, sind die Lichtverhältnisse auf diesem See schon ausgezeichnet, jedenfalls viel besser als während der Abendstunden. Die tägliche Änderung der

Wassertemperatur ist als zweiter, die Aktivität bestimmender Faktor sehr gut denkbar. Gegen 21 Uhr begann die Wassertemperatur stets zu sinken und ging im Laufe der Nacht um 2° C zurück. Der Tiefstand hielt bis gegen 10 Uhr morgens an. Mit der nun merklich steigenden Temperatur fingen auch die Fische wieder zu trommeln an.

Die Männchen waren mehrere Tage früher laichreif als die Weibchen. Als auch sie dieses Stadium erreicht hatten, begann das Laichen. Zu dieser Zeit lag die Wassertemperatur ständig zwischen 21 und 23° C. Das Laichen fand an sonnigen Tagen bei unbewegtem See statt. Sowohl im offenen See als auch in den Buchten konnten laichende Fische beobachtet werden. Gruppen von 15—20 Fische kamen an die Oberfläche und schwammen langsam und in geringem Abstand durch das Wasser. Dabei laichten sie ab. WIRTH (1958) berichtet, daß mitunter mehrere Hundert Fische zum Laichen an die Oberfläche kommen können. Solch große Schulen waren in diesem Jahr an keiner Stelle zu beobachten. Die Eier der Fische haben einen Durchmesser von 1 mm und treiben pelagisch im Wasser. Bei anhaltend schönem Wetter war in wenigen Tagen abgelaicht. Mit dem Ende der Laichzeit erfolgte ein äußerst abrupter Abfall der Trommelaktivität. Viele Fische schienen nun das Trommeln ganz eingestellt zu haben, denn nur so ließ sich die geringe Zahl der Laute erklären.

Während der folgenden Wochen ging die Trommeltätigkeit mehr und mehr zurück. Gegen Ende August — die Wassertemperatur betrug immer noch 23° C — waren die Laute schon sehr selten. Bei einem halbstündigen Hören während eines sonnigen Tages konnte höchstens mit einer Lautserie gerechnet werden. Im September trommelten die Fische nicht mehr.

Der Lautapparat

Die intensiven Laute dieser Fische lassen einen gut ausgebildeten Lautapparat in Verbindung mit einem wirksamen Resonator erwarten. Die Präparation der Leibeshöhle bestätigt das in klarer Weise.

Die Schwimmblase des Süßwassertrommlers ist äußerst voluminös und nimmt einen großen Teil der Leibeshöhle ein (Abb. 1). Das Vorderende ist breit und stumpf und liegt dicht hinter dem Schädel. Sie verbreitert sich nach hinten, erreicht etwa in der Mitte den größten Durchmesser und endet in der Nähe des Afters mit einem nach unten gezogenen spitzen Ende. Im Bereich des vierten Wirbels ist sie fest mit der Wirbelsäule verwachsen, so daß sie sich kaum ohne Beschädigung ablösen läßt. Die Schwimmblase ist völlig ungegliedert und zeigt auch keinerlei Anhänge, wie sie von manchen anderen Vertretern dieser Familie bekannt sind (TOWER 1908). Die kräftige Wand besteht aus drei Schichten. Außen befindet sich eine Lage von zirkulär verlaufenden

kräftigen Fasern, auf die nach innen Bindegewebe und das innere Epithel folgen.

Auf beiden Seiten der Schwimmblase liegt je ein stattlicher und auffallender Muskel. Die normale Lage des rechten Muskels in der

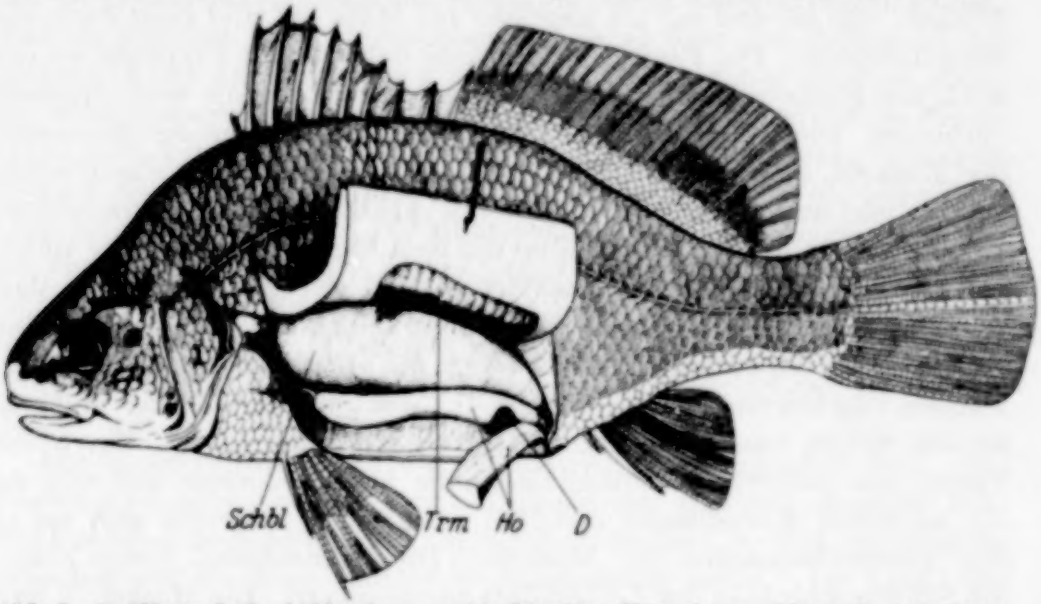


Abb. 1. Geöffnete Leibeshöhle eines geschlechtsreifen Männchens. Die große Schwimmblase und der der Körperwand ansitzende Trommelmuskel fallen besonders auf. *D* Darm (abgeschnitten); *Ho* Hoden; *Schbl* Schwimmblase; *Trm* Trommelmuskel

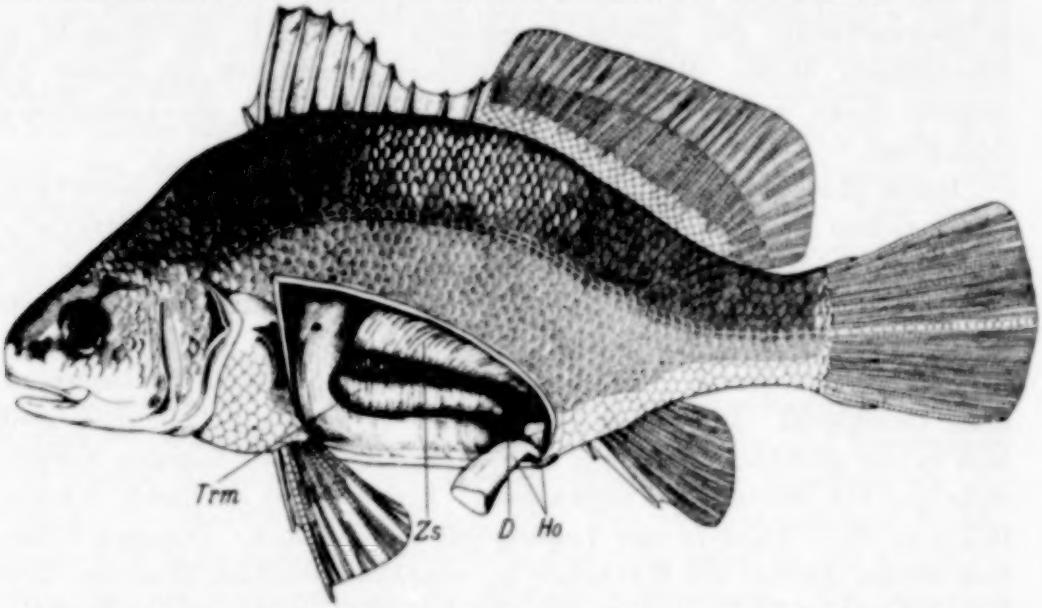


Abb. 2. Rechter Trommelmuskel mit der an ihm ansetzenden Zentralsehne in normaler Lage nach Entfernen der Eingeweide. *D* Darm (abgeschnitten); *Ho* Hoden (teilweise entfernt); *Trm* Trommelmuskel; *Zs* Zentralsehne

Leibeshöhle zeigt Abb. 2. Die Muskeln beginnen etwa in der Mitte der Leibeshöhle und ziehen in gerader Richtung nach hinten bis fast an deren Ende. Bei 30 cm langen Tieren beträgt ihre Breite etwa 7 cm.

Sie wölben sich in die Leibeshöhle vor, vornehmlich in ihrem kräftigen unteren Teil. Im Gegensatz zu den übrigen Muskeln der Fische haben sie eine auffallende tiefrote Farbe. Die untere Hälfte wird überdeckt von dem zarten und mäßig pigmentierten Peritoneum. Es lagert den Muskeln von ventral her bis ungefähr zur Mitte auf und zieht dann zur Schwimmblase. Die Fasern der Muskeln haben ihren Ursprung an der seitlichen Körperwand und inserieren an einer Sehne, die beide Muskeln verbindet. Diese Zentralsehne nimmt ihren Ausgang auf der Innenseite der Muskeln, etwa auf der Höhe, auf der das Peritoneum die Muskeln verläßt und umfaßt dorsale und laterale Abschnitte der Schwimmblase. Die Anfangsteile der Zentralsehne auf den Muskeln sind relativ dünn, der übrige Teil stellt eine großflächige und derbe Sehnenplatte dar. Alle Fasern der beiden Muskeln enden an dieser Sehne. Die untersten Fasern inserieren an ihren Unterrändern, die oberen auf den den Körperwänden zugekehrten Seiten (s. Abb. 4). Am oberen Rand der Muskeln ist die Sehne von zahlreichen feinen Spalten durchsetzt, durch die Fasern der äußeren Schwimmblasenhülle hindurchziehen und sich an der seitlichen Körperwand anheften. Besonders zahlreich sind sie in den Vorderabschnitten der Muskeln. Die Sehnenfäden dienen dazu, die Schwimmblase in der Leibeshöhle zu verankern. Die Muskeln liegen der Schwimmblase nicht unmittelbar auf, stets befindet sich zwischen ihr und den Muskeln ein dickes Fettgewebepolster. Mit dem allgemeinen Körperwachstum der Fische vergrößern sich auch die Muskeln in erheblichem Maße. Bei alten Individuen erscheinen sie immer als äußerst dicke und lange Wülste, die sich weit in die Leibeshöhle vorwölben.

Beide Muskeln werden von Zweigen der Spinalnerven innerviert. Diese ziehen auf der Innenseite der Körpermuskulatur ventralwärts. Oberhalb der Muskeln erscheinen feinere Seitenzweige, die in diese eintreten. Gewöhnlich beteiligen sich vier Spinalnerven auf jeder Seite an der Innervierung der Muskeln.

Diese geschilderten Verhältnisse gelten ausschließlich für das männliche Geschlecht. Die Schwimmblase der Weibchen ist ebenfalls groß und in der gleichen Weise wie bei den Männchen am dorsalen Vorderende mit der Wirbelsäule verwachsen. Ebenso wird sie durch Sehnenfäden in ihrer Lage in der Leibeshöhle festgehalten. Dagegen fehlen fast immer die für die Männchen so charakteristischen Muskeln. Nur hin und wieder finden sich an der gleichen Stelle rudimentäre Muskeln. Sie haben etwa die gleiche Breite wie bei den Männchen, sind jedoch äußerst kurz und aus wenigen bleichen Fasern aufgebaut. Die Zentralsehne fehlt dagegen immer. An ihrer Stelle läßt sich bei den Weibchen nur eine zarte und durchsichtige Bindegewebshaut beobachten, die die Schwimmblase von den Nieren trennt.

Bei der Untersuchung fällt auf, daß immer nur Männchen von einer bestimmten Größe diesen Lautapparat besitzen. Jungfische lassen dagegen noch jede Andeutung vermissen. Daraus läßt sich entnehmen, daß der Lautapparat offensichtlich erst auf einem späteren Entwicklungsstadium angelegt wird. Genaueren Aufschluß über den Zeitpunkt der Bildung liefert die Präparation zahlreicher Tiere, deren Alter an Hand der Schuppenstruktur genau bestimmt ist. Ein- bis zweijährige Fische haben noch keinen Lautapparat. Es fehlen sowohl die Trommelmuskeln als auch die Zentralsehne. Wie bei den reifen Weibchen ist die Schwimmblase lediglich durch eine feine Haut von den darüber liegenden Organen getrennt. Drei Jahre alte Fische haben dagegen bereits den normalen und funktionstüchtigen Lautapparat, mit dem sie Trommel- und Knurrlaute erzeugen. Er muß also im Laufe des dritten Lebensjahres gebildet werden. Weitere Untersuchungen an Fischen dieser Altersstufe fördern alle Entwicklungsstadien zutage.

Die Muskeln erscheinen auf beiden Seiten zur gleichen Zeit. Die Fasern sind sofort auf der ganzen Breite der späteren Muskeln feststellbar, aber noch bleich und außerordentlich kurz, so daß die Muskeln zunächst nur als feine Bänder in Erscheinung treten. Im Laufe der weiteren Entwicklung vermehren sich die Fasern, werden länger und nehmen die rote Farbe an.

Die Zentralsehne entsteht aus der feinen und durchsichtigen Bindegewebshaut, die sich bei den Jungfischen zwischen Schwimmblase und Nieren befindet. Durch Einlagerung kräftiger Fasern verdickt sich die Sehnenplatte und wird undurchsichtig. Gleichzeitig verlängert sie sich nach den Seiten und verbindet sich mit den Trommelmuskeln. Die Muskeln sind stets früher ausgebildet als die Zentralsehne. Drei Jahre alte Männchen sind geschlechtsreif. Die Ausbildung des Lautapparates fällt demnach mit der Reife zusammen.

Vergleichende Untersuchung der Lautorgane

Von den zahlreichen Arten der Familie Sciaenidae leben nur äußerst wenige im Süßwasser. Fast alle sind Meeresbewohner und bevorzugen dort seichte Küstenzonen mit warmem Wasser. Die Gewässer um die Vereinigten Staaten bieten daher zum Teil ein vorzügliches Wohngebiet, und es ist nicht verwunderlich, daß viele Arten an der Atlantik-, Golf- und der kalifornischen Pazifikküste vorkommen. Von manchen Arten ist seit längerer Zeit bekannt, daß sie Laute erzeugen (Jordan 1905, Smith 1905, Tower 1908). Vielfach war diese besondere Fähigkeit Anlaß für den Namen von Fischarten. Namen wie Croaker, Drummer, Black Croaker, Red Drummer deuten darauf hin. Im Rahmen dieser Arbeit sollte eine vergleichende Untersuchung weiteren Aufschluß geben über das Vorkommen von Lautapparaten und ihren Bau bei anderen

Arten dieser Familie. Es konnten insgesamt 12 Arten untersucht werden, die 7 Gattungen angehören. Daß diese Untersuchung so breit angelegt werden konnte, verdanken wir der Liebenswürdigkeit von Dr. LOREN P. WOODS, Curator of Fishes im Chicago Natural History Museum. Er stellte die Fische der Sammlung bereitwilligst zur Verfügung.

Gattung *Bairdiella*. *Bairdiella chrysoleuca* GÜNTHER: Diese Art ist in der Panama Bay beheimatet. Der Lautapparat läßt zwar erkennen, daß er nach dem gleichen Prinzip gebaut ist wie bei *Aplodinotus grunniens*, doch weicht er recht beträchtlich von den dort verwirklichten Verhältnissen ab. Die langen Fasern der tiefrot gefärbten Trommelmuskeln entspringen auf der Ventralseite in der Nähe der Mittellinie und ziehen weit nach oben. Da die Muskeln fast so breit sind wie die Leibeshöhle lang ist, kleiden sie diese fast vollständig aus. Im Bereich der Insertion an der Zentralsehne sind sie am stärksten. Die Zentralsehne ist auffallend schmal. Von ventral gesehen hat sie lediglich eine Breite von etwa 7 mm. Der größte Teil der Muskeln ist somit gut sichtbar. Da die Fische dieser Art sehr groß werden, dürften die Männchen imstande sein, mit Hilfe dieses gut entwickelten Lautapparates kräftige Laute zu erzeugen. Die Weibchen haben keinen Lautapparat.

Bairdiella chrysura LACÉPÈDE: Von dieser Art berichtet TOWER (1908), daß die Männchen einen Lautapparat besitzen. Für die vorliegenden Untersuchungen standen Tiere mit einer Länge von 17,5—18,5 cm zur Verfügung, das sind etwa 2 Jahre alte Fische. Auf diesem Stadium war noch keine Andeutung eines Lautapparates erkennbar. Das läßt den Schluß zu, daß genau wie beim Süßwassertrommler der Lautapparat erst mit Erreichen der Reife angelegt wird. Gleiches gilt sicherlich auch für die bei Panama beheimatete Art *Bairdiella ensifera* JORDAN u. GILBERT, ebenso für *Bairdiella ronchus* CUVIER, deren Vertreter an den tropischen Atlantikküsten leben. Auch hier standen nur unreife, etwa 2 Jahre alte Tiere zur Verfügung, bei denen der Lautapparat fehlte.

Gattung *Eques*. *Eques lanceolatus* LINNAEUS: Diese Fischart ist im Golf von Mexiko beheimatet und weist eine eigentümliche Körperform auf, die die Verwandtschaft mit den übrigen, im allgemeinen unauffälligen Sciaeniden nicht ohne weiteres erkennen läßt. Die Seiten des Körpers sind durch je zwei kräftige, braune Streifen geziert. Der After liegt in der Mitte zwischen den Bauch- und der Afterflosse, d. h. die Leibeshöhle ist sehr kurz. Der Lautapparat, der bei dieser Fischart gleichfalls nach dem bekannten Prinzip gebaut ist, paßt sich diesen Verhältnissen an. Die Trommelmuskeln sind sehr schmal, und die langen Fasern reichen weit nach oben. Der ventrale Rand der Muskeln ist nach unten bogenförmig ausgebuchtet.

Gattung *Genyonemus*. *Genyonemus lineatus* AYRES: Der geläufige Name Croaker weist schon darauf hin, daß es sich um eine Art handelt, die einen Lautapparat besitzt. Die schlanke Fischart, der der charakteristische, stark in die Höhe gezogene Rücken fehlt, findet sich an der Küste des südlichen Kalifornien bis in die Gegend von San Franzisko. Die Muskeln des Lautapparates sind sehr groß und bedecken einen beträchtlichen Teil der Leibeshöhle. Die sehr langen Fasern ziehen weit nach oben und inserieren an einer relativ schmalen und kräftigen Zentralsehne. Der obere Rand der Muskeln verläuft gerade, während der untere tief nach unten ausgebuchtet ist. Etwa in der Mitte der Muskeln entspringen die Fasern am weitesten ventral. Von der äußeren Hülle der Schwimmblase zweigen auf der ganzen Breite der Muskeln auffallend viele und starke Sehnenfäden ab, die durch die Zentralsehne hindurch zur Körperwand ziehen.

Gattung *Leiostomus*. *Leiostomus xanthurus* LACÉPÈDE: Fische dieser Art leben an der Golfküste der USA und sind unter dem Namen Postcroaker bekannt. Der nur im männlichen Geschlecht vorkommende Lautapparat läßt sich noch am ehesten mit dem des Süßwassertrommlers vergleichen. Die Muskeln haben etwa die gleiche Breite und Länge wie dort, sind aber nicht so kräftig. Sie werden von dem hier völlig schwarzen Peritoneum überdeckt. Die Fasern, die die Schwimmblase an der Körperwand verankern, treten am Hinterende der Muskeln gehäuft auf. Die Zentralsehne ist kräftig, derb und relativ breit.

Gattung *Menthicirrhus*. *Menthicirrhus americanus* LINNAEUS: Es ist eine lange und niedere Fischart mit fast drehrundem Körper, die die Golf- und Atlantikküste bis hinauf zur Chesapeake Bay bewohnt. Infolge des Körperbaus ist auch die Leibeshöhle sehr niedrig, die Körperwände sind dick und äußerst muskulös. Sowohl im männlichen als auch im weiblichen Geschlecht fehlen jegliche Andeutungen des für die bisher untersuchten Arten so charakteristischen Lautapparates. Die Fische sind offensichtlich nicht in der Lage, Laute nach dem üblichen Prinzip zu erzeugen.

Abb. 3. Lautapparat und Schwimmblase von *Micropogon furnieri* (aus der Leibeshöhle herauspräpariert). *Schbl* Schwimmblase; *Trm* Trommelmuskel; *Zs* Zentralsehne

Menthicirrhus nasus GÜNTHER: Diese in den Gewässern bei Panama lebende Art unterscheidet sich von der vorhergehenden vor allem durch das weit nach vorne gezogene Rostrum. Lautapparate sind nicht ausgebildet; sie fehlen auch bei den Vertretern der nächsten, an der Küste Floridas vorkommenden Art *Menthicirrhus littoralis* HOLBROOK.

Gattung *Ophioscion*. *Ophioscion scierus* JORDAN u. GILBERT: Fische dieser Art leben in den Gewässern der Panama Bay. Alle Tiere haben einen stark in die Höhe gezogenen Rücken, wie er für die meisten Sciaeniden so charakteristisch ist. Während auch hier die Weibchen keinen Lautapparat besitzen, ist er bei den Männchen nach dem herkömmlichen System gebaut. Die Muskeln erscheinen in Form von großen rechteckigen Platten von ziemlicher Stärke, die ihren Sitz im vorderen Teil der Leibeshöhle haben, sie reichen nicht sehr weit nach hinten. Die Fasern enden hoch oben an einer schmalen Zentralsehne.

Gattung *Micropogon*. *Micropogon furnieri* DESMAREST[1]: Diese Fischart ist in den atlantischen Küstengewässern Mittelamerikas und des nördlichen Südamerika beheimatet. Die Tiere zeichnen sich gleichfalls durch den Besitz eines gut entwickelten Lautapparates aus, der sich in mehrfacher Hinsicht von dem anderer Sciaeniden unterscheidet (Abb. 3). Die aus vielen Fasern bestehenden Trommelmuskeln sind sehr breit und bilden eine zusammenhängende Muskellage, da sie auf der Ventralseite miteinander verbunden sind. Nach oben setzen sich die Muskeln in die Zentralsehne fort, die im vorderen Teil ihre größte Breite aufweist und sich nach hinten bis auf wenige Millimeter verschmälert. Der Vorderabschnitt der Zentralsehne ist mit Ausnahme der seitlichen Ränder fest mit der Schwimmblasenwand verwachsen. Die Wand der Schwimmblase ist äußerst kräftig und vor allem im vorderen dorsalen Teil derart verstärkt, daß sie auch

[1] Die Tiere für diese Untersuchung stellte uns freundlicherweise Dr. W. HERBERT ALLSOPP, Fishery Research Officer, Georgetown (Britisch. Guayana), zur Verfügung, wofür wir herzlich danken.

ohne vollen Gasinhalt fast den normalen Umfang behält. Etwa in ihrer Mitte entspringt zu beiden Seiten je ein fadenförmiger, hohler Ausläufer, der zwischen Schwimmblasenwand und Zentralsehne nach vorn zieht und über das Vorderende der Schwimmblase hinausreicht.

Dieser stark abgewandelte Lautapparat findet sich nicht nur bei den Männchen, sondern in gleicher Ausbildung auch bei den weiblichen Tieren, die demnach ebenfalls in der Lage sind, Laute zu erzeugen. Untersuchungen an zweijährigen, unreifen Fischen dieser Art ergaben überraschend, daß auch sie bereits einen voll entwickelten Lautapparat besitzen. Der genaue Zeitpunkt seiner Bildung ließ sich noch nicht feststellen, da keine jüngeren Tiere verfügbar waren.

Zur Arbeitsweise des Lautapparates

Die Trommelmuskeln bilden zusammen mit der Zentralsehne den lauterzeugenden Apparat. Durch seine Tätigkeit wird der Resonator — die gasgefüllte Schwimmblase — in Schwingungen versetzt. Es erhebt sich die Frage, auf welche Weise der Lautapparat den Resonator zum Schwingen bringt. SMITH (1905) berichtet von *Cynoscion regalis*, daß die Muskeln in enger Verbindung zur Schwimmblase stehen. Es ist daher leicht denkbar, daß während der Kontraktionen der Trommelmuskeln die Fasern an der Schwimmblasenwand reiben und so den Schall erzeugen. Bei dieser Arbeitsweise würde die Zentralsehne lediglich den kräftigen Gegenpol für die sich kontrahierenden Muskelfasern bilden.

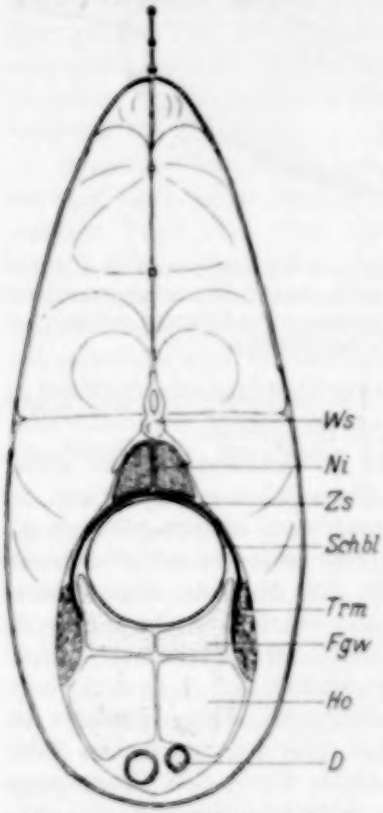


Abb. 4. Schematischer Querschnitt durch die Leibeshöhlenregion auf der Höhe des Lautapparates. Trommelmuskeln und Zentralsehne sind in ihrer Anordnung gut erkennbar. *D* Darm; *Ho* Hoden; *Fgw* Fettgewebe; *Ni* Niere; *Schbl* Schwimmblase; *Trm* Trommelmuskel; *Ws* Wirbelsäule; *Zs* Zentralsehne

Beim Süßwassertrommler müssen die Verhältnisse dagegen anders sein. Wie auf Abb. 4 ersichtlich ist, liegen die beiden Muskeln der Schwimmblasenwand nicht direkt auf, sondern sind durch ein dickes Fettgewebepolster von ihr getrennt. Nur die Zentralsehne hat unmittelbaren Kontakt mit der Schwimmblase. Es sind also sicherlich nicht die Muskeln, sondern die Sehne, die auf die Schwimmblase einwirkt. Zwei Möglichkeiten der Lauterzeugung sind denkbar. Kontrahieren sich die beiden Muskeln gleichzeitig und äußerst rasch, dann schlägt die kaum dehnbare Sehne auf die Schwimmblasenwand auf und löst einen kurzen Schallstoß aus. Ferner kann man annehmen, daß die Kontraktionen der beiden Muskeln phasenverschoben erfolgen und die Sehne abwechselnd nach

links und rechts über die Schwimmblasenwand hinweggezogen wird. Beide Methoden sind zur Erzeugung von Schall anwendbar, wie man sich leicht an Hand eines Modellversuchs überzeugen kann. Sowohl durch Klopfen auf einen luftgefüllten Gummiballon als auch durch Reiben läßt sich Schall erzeugen. Nach welcher Methode der Lautapparat bei *Aplodinotus grunniens* arbeitet, ließ sich noch nicht entscheiden, da gefangene Tiere nie trommelten und auch bei Vivisektion die Muskeln völlig in Ruhe blieben. Nach den Angaben von Tower (1908) scheinen sich bei *Cynoscion regalis* die beiden Muskeln synchron zu kontrahieren. Besonderer Prüfung bedürfen die Verhältnisse bei jenen Arten, deren Zentralsehne sehr schmal, oft nur wenige Millimeter breit ist. Ob sie ausreicht, den Resonator anzuregen oder ob die Muskeln unmittelbar einwirken, müssen weitere Untersuchungen klären.

Die Laute des Süßwassertrommlers

Methode. Die Laute der Fische wurden auf dem See auf Tonband aufgenommen und später im Laboratorium mit Hilfe eines Kathodenstrahl-Oszillographen (Tektronix Typ 531) eingehend untersucht. Zur Aufnahme der Laute diente ein mit Lithiumsulfatkristallen arbeitendes piezoelektrisches Unterwassermikrophon (Typ H 11 des Underwater Sound Reference Laboratory, Orlando, Fl.). Es arbeitet linear zwischen 5 und 2000 Hz. Als Tonbandgerät eignete sich gut der Magnecorder PT 6—6 J der Magnecord Div. of Midwestern Instr. Corp., Tulsa, Oklahoma. Eine 12 V Batterie diente auf dem See als Stromquelle in Verbindung mit einem Wandler, der den Gleichstrom in Wechselstrom von 110 V Spannung umformte. Neben dieser Ausrüstung stand noch eine zweite, einfachere zur Verfügung, die als Fishphone im Handel erhältlich ist (Erzeugnis der Firma Engineering Res. Corp., Shreveport, Lousiana). Sie besteht aus einem Mikrophon und Transistorverstärker und ermöglicht das Abhören von Unterwassergeräuschen mit Hilfe von Kopfhörern.

1. Die Trommellaute. Die Laute, die die Fische in ihrer gewohnten Umgebung hervorbringen, können am treffendsten mit der Bezeichnung Trommellaute charakterisiert werden, da sie schnellen Trommelwirbeln am ehesten vergleichbar sind. Bereits beim Hören läßt sich feststellen, daß das Grundelement dieser Laute ein kurzdauernder und rasch abklingender Schallstoß ist; er wird im folgenden als *Impuls* bezeichnet. Da diese Impulse in rascher Folge erzeugt werden, erscheint eine Impulsserie unserem Ohr als zusammenhängender Laut. Der im folgenden häufig gebrauchte Ausdruck *Laut* kennzeichnet also immer eine *zusammenhängende Impulsfolge*, der Begriff *Lautserie* demnach *eine Folge von mehreren, durch kurze Pausen getrennte Impulsfolgen.*

Die Länge dieser Impulsfolgen schwankt außerordentlich, doch tritt eine Art von Lauten deutlich hervor. Es sind besonders lange und regelmäßige Laute, deren Dauer zwischen 3 und 5 sec liegt. Weniger einheitlich sind andere Kurzlaute, von erheblich geringerer Dauer. Die meisten haben eine Länge von etwa $^1/_2$ sec. Diese Angabe kann allerdings nur als grober Richtwert betrachtet werden, da die Abweichungen

mitunter außerordentlich groß sind. Laute, die nur etwa 200 msec dauern, sind ebenso in diese Gruppe einzuordnen wie andere, die bis zu 1 sec anhalten.

Einzelne Laute erzeugen die Fische recht selten. Gewöhnlich senden sie eine Lautserie aus, die sich aus einer wechselnden Zahl von Lauten aufbaut. Innerhalb einer solchen Serie sind die Laute durch kurze Unterbrechungen von 200—500 msec getrennt. Auf die Lautserie folgt regelmäßig eine Pause von mindestens einigen Sekunden, sofern die Fische nicht überhaupt erst nach einiger Zeit wieder zu einer neuen Serie von Trommellauten ansetzen.

Bei Beginn der Trommeltätigkeit am Morgen sind die Lautserien kurz. Sie enthalten gewöhnlich einen Hauptlaut von 3—5 sec Dauer, dem entweder ein bis zwei oder auch mehrere Kurzlaute vorausgehen oder nachfolgen. Mit der sich steigernden Trommeltätigkeit verändert sich der Charakter der Lautserien sehr schnell. Die Zahl der Laute nimmt zu, gleichzeitig treten die langen, regelmäßigen Hauptlaute vermehrt auf. Zur Zeit der stärksten Trommeltätigkeit während der Nachmittagsstunden erreichen die Lautserien ihre größte Dauer. Sie können nun bis zu 1 min oder noch länger anhalten, ehe wieder eine längere Unterbrechung folgt. Gleichzeitig treten die Kurzlaute mehr und mehr in den Hintergrund oder verschwinden sogar vollständig. Es reihen sich nun in gleichmäßiger Folge Hauptlaute von mehreren Sekunden Dauer aneinander, die nur durch kurze Pausen getrennt sind. Sofern noch Kurzlaute vorkommen, beschränken sie sich auf den Anfang der Serie. Bei abnehmender Trommeltätigkeit im Laufe der späten Nachmittags- und Abendstunden geht die Zahl der Laute, die eine Serie bilden, wieder zurück, und schließlich gleicht der Charakter der Trommellaute dem der morgendlichen.

2. Die Knurrlaute. Eine zweite Art von Lauten unterscheidet sich erheblich von den Trommellauten. Die Fische scheinen sie allerdings in ihrer normalen Umgebung nie zu erzeugen, sondern sie sind nur von reifen Männchen zu hören, die während der Laichzeit oder kurz danach in Gefangenschaft geraten. Nimmt man ein solches Tier in die Hand, dann ist deutlich zu spüren, wie die Flanken in gewissen Zeitabständen vibrieren. Es ist sicher, daß die Vibrationen auf die Tätigkeit der Trommelmuskeln zurückzuführen sind. Wiederholt man das Experiment unter Wasser und kontrolliert gleichzeitig über die Registrieranordnung, dann werden die Zusammenhänge sofort klar. Synchron mit den Vibrationen sind kurzdauernde Knurrlaute vernehmbar. Abb. 5 zeigt die Aufnahme des Oszillogramms zweier solcher Laute.

Die Laute dauern zwischen 300 und 500 msec. Deutlich ist zu sehen, daß genau wie bei den Trommellauten Impulse die Grundelemente

darstellen; sie sind hier allerdings nicht so klar voneinander abgesetzt. Die Impulse am Anfang der Laute besitzen eine niedrige Amplitude, die allmählich ansteigt, bei den folgenden aber mitunter ziemlich schwankt. Nach dem Ende des letzten Impulses scheinen die Laute sehr langsam abzuklingen. Vermutlich entspricht das Bild nicht ganz den natürlichen Verhältnissen. Die Aufnahme wurde in einem Aquarium gemacht, und wahrscheinlich ist ein Teil der nachfolgenden Schwingungen auf Reflexionen zurückzuführen.

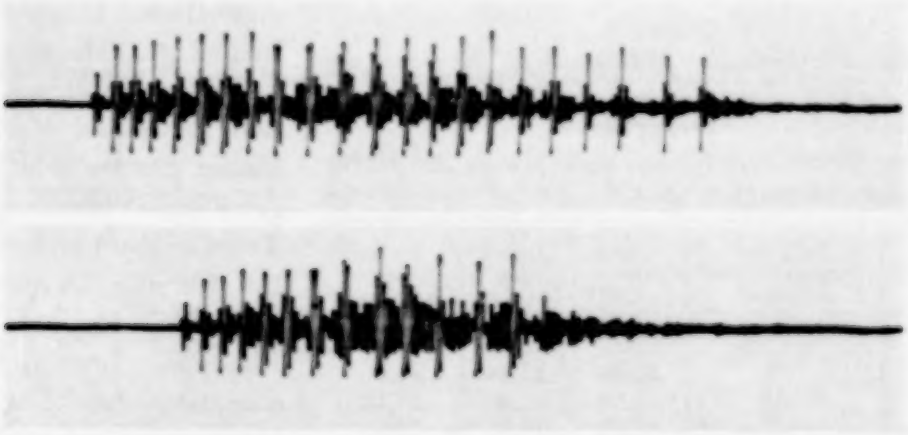


Abb. 5. Aufnahmen zweier Oszillogramme von Knurrlauten

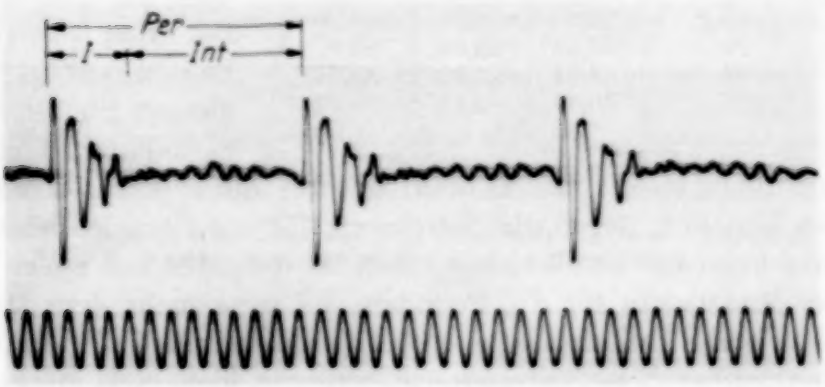


Abb. 6. Impulse aus einem Trommellaut (Zeitmarke 320 Hz; Laufgeschwindigkeit der Kamera 100 cm/sec). *I* Impulsdauer; *Int* Intervall; *Per* Periode

3. Impulse als Bauelemente der Trommellaute. *a) Form und Dauer der Impulse.* Beim Studium der Trommellaute mit Hilfe des Kathodenstrahl-Oszillographen wird klar, daß sie sich aus kurzdauernden Impulsen aufbauen, die aus einer stark gedämpften Schwingung bestehen (Abb. 6). Die Amplitude steigt plötzlich an, erreicht fast immer schon bei der ersten Schwingung den höchsten Wert und klingt rasch wieder ab. Die in Abb. 6 dargestellten Impulse erzeugte ein Fisch, der etwa 40 cm

vom Unterwassermikrophon entfernt war. Bei Tieren, die in größerer Entfernung vom Mikrophon trommelten, kommt die starke Dämpfung weniger gut zum Ausdruck, da die Amplitude zu Beginn der Impulse nicht die hohen Ausschläge zeigt. Vermutlich gehen durch den längeren Übertragungsweg im Wasser die hohen Frequenzen verloren. Bis zu Beginn des nächsten Impulses kommt das Resonatorsystem nicht vollständig zur Ruhe. Regelmäßig sind auch noch am Ende der Perioden kleine und unbedeutende Schwingungen zu beobachten. Da ihre Amplitude sehr gering ist, lassen sich die Perioden der Impulse gut in die eigentlichen Impulse und in die Intervalle trennen.

Tabelle. *Übersicht über Mittelwerte für die Dauer der Impulse, Intervalle und Perioden einiger Trommellaute.*

Die Werte errechneten sich jeweils aus einem zusammenhängenden Laut.

Fisch Nr.	Zahl der ausgewerteten Impulse	Dauer der Periode	Dauer der Impulse	Dauer der Intervalle
1	90	36,94	12,44	24,5
2	69	36,54	21,40	15,14
	11	51,98	28,94	23,04
	30	39,34	21,78	17,56
3	4	60,16	25,68	34,48
	28	54,76	23,56	31,20
4	55	38,50	18,30	20,20
5	29	55,63	22,66	32,97
6	59	53,24	19,62	33,61
7	126	40,47	15,18	25,29

Einen Eindruck von den zeitlichen Verhältnissen der Impulse einiger Fische vermittelt die Tabelle. Den Mittelwerten für die Dauer der Perioden, Impulse und Intervalle liegt jeweils eine zusammenhängende Impulsserie zugrunde.

Die Perioden der Impulse sind relativ kurz. Bei den untersuchten Lauten beträgt das Maximum für die mittlere Periode 60,16 msec, das Minimum 36,54 msec. Bei Lauten, die aus einer geringen Zahl von Impulsen bestehen, liegen die Mittelwerte für die Perioden höher. Dagegen errechnen sich aus langdauernden Hauptlauten mit vielen Einzelimpulsen Mittelwerte für die Perioden, die stets mehr dem Minimum zugeordnet sind. Ähnliches ist auch bei den Mittelwerten für die Impulsdauer feststellbar. Die Extremwerte betragen hier 28,94 msec für das Maximum und 12,44 msec für das Minimum. Laute, die aus zahlreichen Impulsen bestehen, besitzen niedrige Mittelwerte für die Impulsdauer. Verglichen mit diesen Werten sind die Unterschiede bei den Extremwerten der Intervalle geringer. Das Maximum liegt hier bei 34,48 msec, das Minimum bei 23,04 msec.

Die Mittelwerte allein lassen den Charakter der Laute noch nicht vollständig erkennen. Die Perioden schwanken in gewissen Grenzen von Tier zu Tier und meist auch von Laut zu Laut. Innerhalb eines solchen Lautes sind sie aber von erstaunlicher Regelmäßigkeit. Bei einem solchen Hauptlaut (Abb. 7) finden sich die kürzesten Perioden

stets am Anfang, im mittleren Teil schwanken sie nur wenig um den Mittelwert, während kurz vor dem Ende der Laute die Intervalle und damit die Perioden von Impuls zu Impuls länger werden, bis der Laut plötzlich abbricht. Bei den Kurzlauten sind die Verhältnisse viel uneinheitlicher. Die Perioden sind durchweg lang und schwanken in starkem Maße.

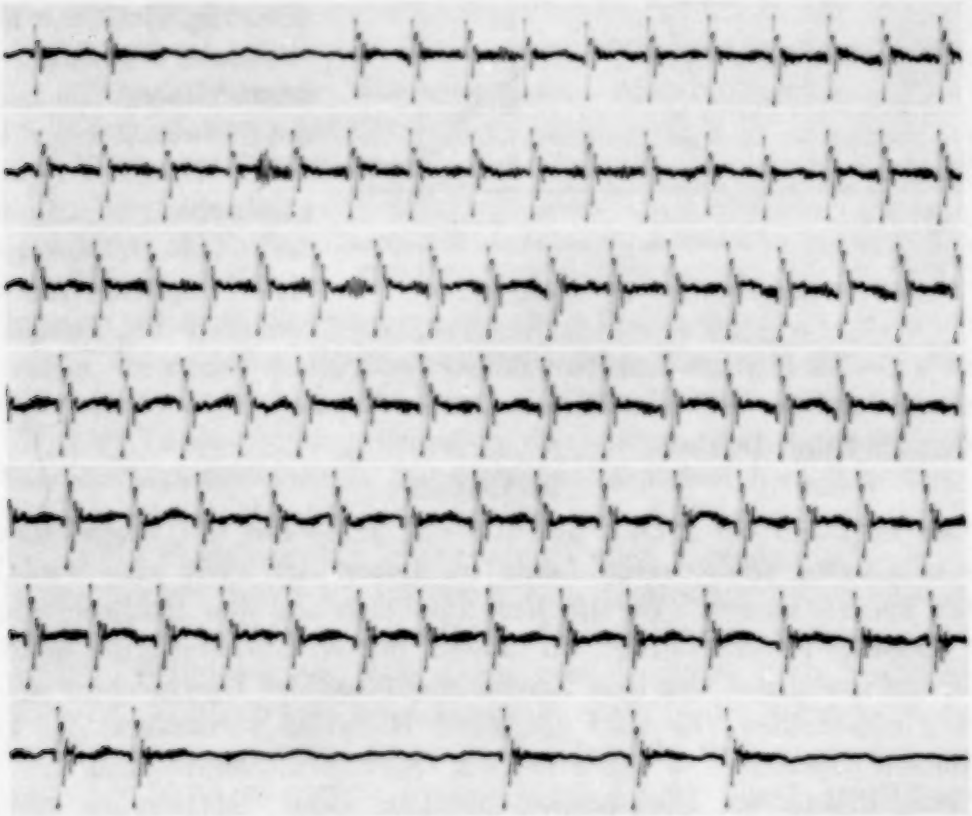


Abb. 7. Lautserie bestehend aus zwei Kurzlauten und einem Hauptlaut (Laufgeschwindigkeit der Kamera 34,8 cm/sec)

Aus der Dauer der Laute und der Zahl der Impulse läßt sich die Häufigkeit der Impulse pro Sekunde leicht berechnen. Sie schwankt zwischen 18 und 27 Impulse pro Sekunde. Lange und regelmäßige Laute besitzen eine hohe Wiederholungsfrequenz, während bei den unregelmäßigen Kurzlauten die Werte mehr an der unteren Grenze liegen und in größerem Maße variieren.

b) Die Frequenz. Sowohl die ausgesprochen starke Dämpfung der Impulse als auch die Arbeitsweise des Lautapparates legen den Gedanken nahe, daß die Laute des Süßwassertrommlers ein breites Frequenzspektrum umfassen. Die Fourieranalyse bestätigt das in klarer Weise. Das in Abb. 8 wiedergegebene Spektrogramm zeigt die Verhältnisse

des auch in der Tabelle angeführten, aus 90 Impulsen bestehenden Lautes von Fisch Nr. 1.

Die Wiederholungsfolge der Impulse liegt danach bei 30 Hz, ein Wert, der mit den rein rechnerisch ermittelten Daten (26,54 I/sec) gut übereinstimmt[1]. Im weiteren Verlauf zeigt das Spektrogramm eine kontinuierliche Folge von Frequenzen bis etwa 2000 Hz, die keine harmonische Beziehung erkennen lassen. Die Laute des Süßwassertrommlers haben demnach typisch geräuschhaften Charakter. Die größten relativen Amplituden finden sich hier bei Tonhöhen von 250—300 Hz, bei Lauten anderer Individuen liegen sie mitunter zwischen 300 und 400 Hz. Mit steigender Tonhöhe nehmen die Amplituden kontinuierlich ab.

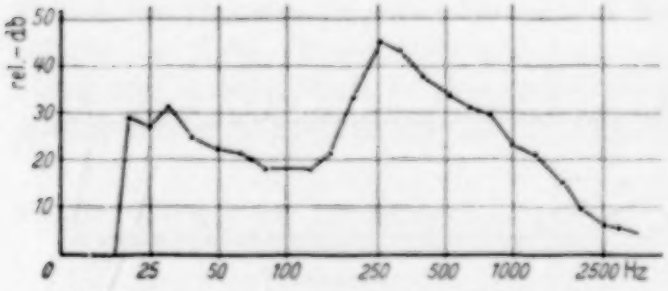


Abb. 8. Frequenzspektrogramm eines Lautes. (Die Analyse wurde mit dem Tonfrequenzspektrometer der Firma Bruel & Kjaer, Kopenhagen, durchgeführt)

Diskussion

Es liegt auf der Hand, daß die mit Hilfe des gut ausgebildeten Lautapparates produzierten Laute im Leben der Tiere eine wichtige Rolle spielen müssen. Bereits jetzt läßt sich aus den Beobachtungen die eingangs gestellte Frage, ob es sich um Orientierungslaute handelt oder um ein Mittel, das dem Zusammenführen der Geschlechter dient, sicher entscheiden. Es sind genügend Hinweise vorhanden, die klar erkennen lassen, daß es sich nicht um Orientierungslaute nach Art der Ultraschallaute der Fledermäuse handeln kann. Hätten sie diesen Charakter, so sollte man sie immer und nicht nur während bestimmter Tages- und Jahreszeiten wahrnehmen können. Beweiskräftiger noch ist das Fehlen des Lautapparates bei Jungfischen und Weibchen. Diese Tiere wären dann nicht in der Lage, sich zu orientieren. Es handelt sich demnach um ein bei Fischen relativ seltenes Mittel, das während der Laichzeit dem Sichfinden der Geschlechter dient und wahrscheinlich den Weibchen den Weg zu den Männchen weist. Den sexuell bedeutsamen Charakter dieser Laute nimmt auch SMITH (1905) an, der von marinen Sciaeniden schreibt: „Die Laute sind am häufigsten während der Laichzeit zu hören; und es ist offensichtlich, daß ihre Funktion vornehmlich geschlechtlich ist." Besondere Eigenheiten dürfte die akustische

[1] Der geringe Unterschied ist in der Art der Durchführung begründet. Bei der Anfertigung des Spektrogramms wurde nur eine kurze Bandschleife mit einem Teil des Lautes verwendet. Es fehlten vor allem die Impulse am Ende des Lautes mit den besonders langen Perioden.

Verständigung bei den Vertretern der Gattung *Micropogon* aufweisen, da hier beide Geschlechter einen funktionstüchtigen Lautapparat besitzen.

Sollen die Laute nicht nur als allgemeines akustisches Stimulationsmittel wirken, sondern der exakten Verständigung dienen, müssen sie artspezifisch sein oder doch zumindest Merkmale enthalten, die Tieren der gleichen Spezies den Artgenossen anzeigen. Betrachten wir daraufhin die Laute des Süßwassertrommlers, so überrascht, daß alle wichtigen Parameter in gewissen Grenzen schwanken: Die Dauer der Impulsfolgen schwankt sehr und läßt nur zu Zeiten gesteigerter Aktivität einigermaßen übereinstimmende Werte erkennen; die vorherrschenden Tonhöhen ändern sich mit der Größe der Schwimmblase, die ihrerseits von dem die Größe der Tiere bestimmenden Alter abhängt; ebenso schwankt auch die Wiederholungsfolge der Impulse in starkem Maße und ergibt erst bei hoher Aktivität der Tiere einheitlichere Werte. Es mag sein, daß in diesem Gewässer, wo nach den bisherigen Angaben nur eine lautproduzierende Fischart vorkommt, diese Schwankungen bedeutungslos sind. In anderen Lebensgebieten mit mehreren, nebeneinander lebenden Arten, müssen sie naturgemäß stärker ins Gewicht fallen. Da die Art der Lauterzeugung bei allen Sciaeniden recht einheitlich ist, dürften die Hauptfrequenzen bei vielen in ähnlichen Bereichen liegen. Stark abweichende Verhältnisse können sich bei jenen Formen einstellen, deren Schwimmblase gegliedert ist oder Fortsätze aufweist.

Neben der Frequenz könnte auch eine bestimmte Impulsfolge für ein artspezifisches Muster bedeutsam sein. Bisherige Angaben lassen sogar die Vermutung zu, daß dieser eine wichtige Rolle zukommt. Nach Tower (1908) folgen bei *Cynoscion regalis* in der Sekunde 24 Impulse aufeinander. Sowohl unter natürlichen als auch unter den verschiedensten experimentellen Bedingungen kehrte dieser Wert regelmäßig wieder; es liegt danach eine konstante Modulationsfrequenz von 24 Hz vor. Allerdings fehlen Angaben, ob Temperaturveränderungen von Einfluß sind. Anders liegen die Verhältnisse bei *Corvina nigra*. Nach Dijkgraaf (1947) beträgt die Häufigkeit acht Impulse pro Sekunde, und der Charakter der Laute ähnelt einem ungeduldigen Klopfen an einer Zimmertür. Weitere Beobachtungen müssen zeigen, ob bei dieser Art diese Frequenz regelmäßig wiederkehrt.

Die bisherigen Beobachtungen genügen keineswegs, um weiterreichende Schlußfolgerungen abzuleiten. Eine vergleichende Untersuchung möglichst vieler Vertreter dieser Familie ist dringend erforderlich und lohnend.

Tiere mit typischen Lautorganen besitzen in der Regel einen leistungsfähigen Gehörsinn. Auch beim Süßwassertrommler und anderen Sciaeniden dürfte das Gehör gut entwickelt sein. Genauere Angaben über seine Leistungen bei Vertretern dieser Familie sind nur für *Corvina*

nigra vorhanden (DIJKGRAAF 1952). Bei dieser Art liegt die Hörschwelle zwischen 400 und 800 Hz, die obere Hörgrenze bei 1000 Hz und die Schwelle des Tonusunterscheidungsvermögens bei einem $^3/_4$ Ton. Wie erste orientierende Untersuchungen zeigten, ist auch für den Süßwassertrommler ein funktionstüchtiger Gehörsinn anzunehmen. Das Hörorgan ist gut ausgebildet. Verglichen mit den übrigen Teilen ist der Sacculus extrem groß und enthält einen auffallenden Otolithen, der bei 30 cm langen Tieren 1 cm groß ist. Im Zusammenhang mit der akustischen Verständigung kommt der Frage der Schallokalisation besondere Bedeutung zu. Für den Süßwassertrommler scheint sie einer gesonderten Prüfung wert, da nach den bisherigen Ergebnissen die Fähigkeit des Richtungshörens bei Fischen schlecht entwickelt ist (v. FRISCH u. DIJKGRAAF 1935). Denkbar wäre, daß bei der Richtungslokalisation zumindest in nahem Bereich auch die Seitenlinie eine Rolle spielt. Sie ist beim Süßwassertrommler gut entwickelt und reicht bis zum *äußersten Ende der Schwanzflosse* (s. Abb. 1). Weitere Untersuchungen sollen diese Fragen klären.

Summary

1. A hydrophone, type H-11 (U.S. Navy), was employed to record the sounds produced by the freshwater drum (*Aplodinotus grunniens* RAF.) in Lake Winnebago, Wisconsin. The fishes started drumming in early May, reached the maximum during the spawning season in June, and then the drumming decreased gradually until the end of August when no sounds were audible. During the spawning season a daily rhythm of drumming activity was observed. The first sounds were heard at about 10 a.m. and became more frequent in the following hours. During the afternoon the fishes showed the highest drumming activity. Later on it decreased gradually until sunset and stopped thereafter. This rhythm, however, is altered by changes in weather conditions.

2. The sounds are produced by a special apparatus which is located in the body cavity and is connected with the swimbladder. It consists of two elongated muscles and a tendon. The muscle fibers originate from the left and right side of the abdominal musculature and are attached to a broad central tendon which extends between the muscles and across the swimbladder. These muscles are separated from the swimbladder by adipose tissue. Contractions of the muscles actuate the tendon to produce sound on the swimbladder. Only the male possesses this structure which is fully developed by the third year of life.

3. An analysis of the recordings revealed sounds ranging from 200 msec to 5 seconds of duration. Each sound is composed of pulses and their number determines the sound-length. The pulses are short and highly damped with a very high initial amplitude. By enumerating the sounds from several recordings the mean periods were shown to range from 36.5 to

60.2 msec. The mean duration of the pulses varied from 12.4—28.9 msec and the intervals from 23.0—34.5 msec. The pulse frequency oscillates between 18—27 per second. The fishes produce mostly sound sequences consisting of different numbers of sounds. The pauses between the sounds in a sequence last 200—500 msec. Increased drumming activity showed longer sequences composed of longer sounds.

4. The frequency spectrogram shows a broad spectrum with frequencies between 150—2000 c.p.s. with no harmonics. The largest relative amplitudes are in the range of 250—400 c.p.s. As the frequencies become higher, the relative amplitude drops.

5. Because only the sexually mature male produced sounds the function appears to be for communication during spawning.

6. Specimens of twelve other species belonging to seven genera from American marine waters were investigated and the sound-producing apparatus described.

Literatur

Dijkgraaf, S.: Ein Töne erzeugender Fisch im Neapler Aquarium. Experientia (Basel) **3**, H. 12 (1947).

Dijkgraaf, S.: Über die Schallwahrnehmung bei Meeresfischen. Z. vergl. Physiol. **34**, 104—122 (1952).

Fish, M. P.: Sonic fishes of the Pacific. Pacif. Ocean. Biol. Project, Tech. Rept. **2**, 1—144 (1948).

Fish, M. P.: The character and significance of the sound production among fishes of the western North Atlantic. Bull. Bingham Oceanogr. Coll. **14**, 1—109 (1954).

Fish, M. P., E. S. Kelsey and W. H. Mowbray: Studies on the production of underwater sound by North Atlantic costal fishes. J. Marine Res. (Sears Found.) **11**, 180—193 (1952).

Frisch, K. v., u. S. Dijkgraaf: Können die Fische die Schallrichtung wahrnehmen? Z. vergl. Physiol. **22**, 641—655 (1935).

Moulton, J. M.: The acustical behavior of some fishes in the Bimini area. Biol. Bull. **114**, 357—374 (1958).

Santos, E.: Nossos Peixes Marinhos. Rio de Janeiro: Briguiet & Cia. 1952.

Smith, H. M.: The drumming of the drum-fishes (Sciaenidae). Science **22**, 376—378 (1905).

Tavolga, W. N.: The significance of underwater sounds produced by males of the gobiid fish, *Bathigobius soporator*. Physiol. Zool. **31**, 259—271 (1958).

Tavolga, W. N.: Underwater sounds produced by two species of toadfish, *Opsanus tau* and *Opsanus beta*. Bull. Mar. Sci. of the Gulf and Caribbean **8**, 278—284 (1958).

Tavolga, W. N.: Underwater sounds produced by males of the blenniid fish, *Chasmodes bosquianus*. Ecology **39**, 759—760 (1958).

Tower, R. W.: The production of sound in the drumfishes, the sea-robin and the toadfish. Ann. N.Y. Acad. Sci. **18**, 149—180 (1908).

Winn, E. H., and J. F. Stout: Sound production by the satinfin shiner, *Notropis analostanus*, and other related fishes. Erscheint in Science.

Wirth, Th.: Lake Winnebago Freshwater Drum. Wis. Cons. Bull. **23** (1958).

Wirth, Th.: Winnebago: The big Lake. Wis. Cons. Bull. **24**, 1—5 (1959).

Dr. Hans Schneider, Tübingen, Hölderlinstr. 12,
Zoophysiologisches Institut

Zeitschrift für vergleichende Physiologie 43, 518—525 (1960)

Aus der Biologischen Anstalt Helgoland

DIE SPEKTRALE EMPFINDLICHKEITSKURVE DES AUGES VON *EUPAGURUS BERNHARDUS L.**

Von

HENNIG STIEVE

Mit 2 Textabbildungen

(Eingegangen am 7. Juni 1960)

Einleitung

Die Empfindlichkeit eines Sehorgans hängt von der Wellenlänge des Reizlichtes ab. Um ein Sehorgan in dieser Hinsicht zu beschreiben, wird seine spektrale Empfindlichkeitskurve angegeben. Als spektrale Empfindlichkeit bezeichnet man den Kehrwert der zur Auslösung eines vorgegebenen physiologischen Effekts (z. B. eines Belichtungspotentials bestimmter Höhe) nötigen Energie des monochromatischen Reizlichts. Die Energie wird zweckmäßigerweise in Zahl der Quanten angegeben (vgl. DARTNALL 1957). Die spektrale Empfindlichkeitskurve stellt die Abhängigkeit der spektralen Empfindlichkeit von der Wellenlänge dar. Die Form der spektralen Empfindlichkeitskurve eines Auges hängt von den Eigenschaften des Sehfarbstoffs und des reizleitenden Apparates ab. Wenn nur ein Sehfarbstoff an der untersuchten Reaktion beteiligt ist und die dioptrischen Verhältnisse des Auges günstig sind, ist die spektrale Empfindlichkeitskurve identisch mit dem Absorptionsspektrum des Sehfarbstoffs im Auge.

In der Elektrophysiologie wird die Abhängigkeit der Empfindlichkeit eines Sehorgans von der Wellenlänge des Reizlichts oft auch in anderer Weise charakterisiert (spektrale Wirksamkeitskurve): die Größe eines physiologischen Effekts (Potentialhöhe bzw. Zahl der Nervenentladungen) in Abhängigkeit von der Wellenlänge quantengleicher Reizlichter. Die Gestalt der spektralen Wirksamkeitskurve wird außer von den Eigenschaften des Sehfarbstoffs und des dioptrischen Apparats auch von der Intensitätsabhängigkeit des gemessenen Effekts bestimmt. Zu Aussagen über den Sehfarbstoff ist daher die spektrale Wirksamkeitskurve weniger geeignet als die spektrale Empfindlichkeitskurve. Beide Kurven besitzen bei derselben Wellenlänge ihr Maximum. Die Form der spektralen Empfindlichkeitskurve und der Wirksamkeitskurve kann von der Größe des verlangten Testeffekts bzw. von der Energie des

* Mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft. Herrn PETER THOMSEN danke ich für technische Assistenz.

Reizlichts abhängen, z. B. wenn das Auge mehrere Rezeptortypen enthält. Wird zur Ermittlung der spektralen Empfindlichkeitskurve die Energie des Reizlichts, die ein Belichtungspotential bestimmter Höhe hervorruft, verwendet, so wird dabei vorausgesetzt, daß gleich hohe Belichtungspotentiale bei Lichtreizen verschiedener Wellenlänge gleichem Erregungszustand des Auges entsprechen. Mit anderen Worten, es wird angenommen, daß verschiedene Lichtreize, die gleich hohe Belichtungspotentiale erzeugen, dem Tier gleich hell erscheinen. Dies ist jedoch keineswegs als sicher anzunehmen, wenn das Summenpotential des gesamten Auges registriert wird und das Auge mehrere Rezeptortypen enthält. Für die spektrale Wirksamkeitskurve muß keine solche Annahme gemacht werden. Daher wird sie im folgenden mit angegeben, obgleich ihr Aussagewert geringer ist als der der spektralen Empfindlichkeitskurve.

Koller (1928) wies für zwei Eupaguriden Farbunterscheidungsvermögen nach. Daher ist auch bei *Eupagurus bernhardus* mit mehr als einem Rezeptortyp im Auge zu rechnen.

Methode

Es wurde das Belichtungspotential des gesamten, vom Versuchstier (*Eupagurus bernhardus* L.) abgetrennten Augenstiels registriert. Die Abhängigkeit der Amplitude h_{max} des Belichtungspotentials von der relativen Quantenzahl Q des monochromatischen Reizlichts wurde für verschiedene Wellenlängen bestimmt und gezeichnet. Aus der erhaltenen Kurvenschar wurden für jede Wellenlänge die spektrale Wirksamkeit (Potentialhöhe h_{max} für einen bestimmten Q-Wert) und die relative spektrale Empfindlichkeit ($1/Q$ für einen bestimmten h_{max}-Wert) graphisch ermittelt.

Die Versuchsanordnung ist größtenteils bereits an anderer Stelle beschrieben (Stieve 1960). Es wurde stets vom ganzen Auge abgeleitet, um möglichst große Belichtungspotentiale zu erhalten und damit einen möglichst großen Intensitätsbereich des Reizlichts untersuchen zu können. Das Reizlicht lieferte eine batteriegespeiste Wolfram-Wendellampe (Osram 8022, 12 V, 50 W). Der Lampenstrom wurde auf 3,4 A konstant gehalten. Das Licht wurde mit Hilfe einer 0,1 m Kupfersulfatlösung (Schichtdicke 55 mm) wärmegefiltert und durch Farbfilter (Interferenzfilter FIL, Schott & Gen.) monochromatisch gemacht. Die Stärke des Reizlichts wurde durch Neutralfilter (NG 3 und NG 4, Schott & Gen.) variiert.

Es wurden zehn Farbfilter verwendet, deren Durchlässigkeitsmaxima zwischen 409 und 670 mμ lagen, jeweils im Abstand von etwa 30 mμ. Die Durchlässigkeitsmaxima wurden mit einem Beckmann-Spektralphotometer (DU) nachgeprüft. Zwei Filter zeigten eine Abweichung ihres Durchlässigkeitsmaximum vom Nennwert. In diesen Fällen wurde der Wert der eigenen Messung verwendet.

Die Strahlungsstärken der Reizlichter wurden mit einem Strahlungs-Thermoelement (Type B, Pyro-Werke) als Relativwerte (Galvanometerausschlag in Skalenteilen) gemessen und für die einzelnen Wellenlängen als relative Quantenzahlen

angegeben. Das Thermoelement war für die Messungen vor dem Aquarium aufgestellt, in dem sich das Versuchsgefäß mit dem Auge befand. So wird die Strahlungsstärke etwas zu groß gemessen, da das Licht noch etwa 1 cm Spiegelglas und 10 cm Wasser durchdringen muß, bis es vom Meßort aus das Auge erreicht. Der Fehler beträgt bei 670 mμ etwa 5%, bei 611 mμ etwa 2%, bei den kürzeren Wellenlängen ist er kleiner als 1%. Da zur Auswertung nur Relativwerte betrachtet wurden, wirkt sich dieser Fehler in dem wichtigen Bereich zwischen 400 und 600 mμ praktisch nicht aus. Er wurde daher bei der Auswertung vernachlässigt.

Die Strahlungsstärke der Lampe ist gering. So konnten nur in einem Intensitätsbereich von höchstens drei logarithmischen Einheiten (abhängig von der Wellenlänge) genügend große Potentiale registriert werden.

Die Amplituden h_{max} der Belichtungspotentiale wurden stets bezogen auf die Amplitude eines Belichtungspotentials („Vergleichspotential"), das durch einen „Vergleichsreiz" hervorgerufen war. Als Vergleichsreiz diente Licht der Wellenlänge 538 mμ bei maximaler Intensität. Die Amplitude h_{max} des Vergleichspotentials betrug rund 0,4 mV. Die Beleuchtungsstärke des Auges durch den Vergleichsreiz war etwa 100 Lux ($Q = 2700$). Die Versuchstemperatur betrug 9° C, die Reizzeit stets etwa 40 msec bei Reizintervallen von 1 min.

Die Versuche wurden mit einer 60 min langen Vorperiode begonnen, in der alle 10 min mit dem Vergleichsreiz gereizt wurde. In dieser Zeit erfolgten Dunkeladaptation des Auges und Temperaturausgleich. Dann wurden für eine Wellenlänge in einer Reizfolge mit fallender Intensität so viele Intensitätsstufen gereizt, bis die Belichtungspotentiale zur Registrierung zu klein wurden. Vor und nach der Reizfolge wurde ein Vergleichspotential registriert. Diese Reizfolgen wurden für alle zehn verwendeten Wellenlängen (beginnend bei 409 mμ, zu den höheren steigend) durchgeführt und anschließend noch einmal in umgekehrter Reihenfolge. Der Unterschied der Amplituden der Vergleichspotentiale vor und nach einer Reizfolge betrug 1—2%.

Die Amplituden der Potentiale einer Reizserie wurden in Prozent des Mittelwerts der Amplituden der beiden Vergleichspotentiale vor und nach dieser Reizfolge ausgedrückt. Für jede untersuchte Intensitätsstufe einer Wellenlänge wurde der Mittelwert der Prozentwerte aus der Reizfolge mit steigender und der mit fallender Intensität gebildet. Die Ergebnisse wurden graphisch dargestellt: die Potentialhöhe h_{max} (in Prozent des Bezugswerts) als Funktion der relativen Quantenzahl des Reizlichts. Es ergibt sich eine Schar von zehn Kurven für die zehn untersuchten Wellenlängen.

Aus dieser Kurvenschar kann für jede Wellenlänge die spektrale Wirksamkeit, die einer bestimmten relativen Quantenzahl Q des Reizlichts entsprechende Potentialhöhe h_{max}, direkt abgelesen werden. Zur Ermittlung der relativen spektralen Empfindlichkeit wird für jede geprüfte Wellenlänge der einer bestimmten Potentialhöhe entsprechende Q-Wert abgelesen. Die relative Empfindlichkeit ist der Kehrwert dieses Wertes.

Spektrale Wirksamkeitskurven und Empfindlichkeitskurven wurden für sieben Augen in dieser Weise bestimmt. In beiden Abbildungen sind jedoch nur die Mittelwerte aus fünf Versuchen angegeben, da bei zwei Versuchen die Versuchsbedingungen etwas anders waren und daher nicht zu einer gemeinsamen Mittelwertsbildung geeignet erschienen. Die Ergebnisse dieser beiden Versuche waren jedoch denen der übrigen Versuche entsprechend. Die Mittelwerte und deren mittlere Fehler konnten für die spektralen Wirksamkeiten direkt gebildet werden, während sie bei den spektralen Empfindlichkeiten für die Logarithmen der $1/Q$-Werte berechnet wurden (vgl. SCHNEIDER 1956). Der Meßfehler bei der Bestimmung

der Strahlungsstärke der Reizlichter wurde nicht berücksichtigt. Wenn dieser mit ± 10% angenommen und mit den errechneten Fehlern vereinigt wird, dann ergeben sich mittlere Fehler der spektralen Empfindlichkeiten, die alle zwischen ± 0,045 und ± 0,06 logarithmischen Einheiten liegen.

Für die Wellenlängen 409 und 646 (und 671) mμ waren die maximal erreichbaren Intensitäten der Reizlichter nicht hoch genug, um die zur Auswertung verwendeten h_{max}- bzw. Q-Werte zu erreichen. In diesen Fällen wurden die Kurven für h_{max} in Abhängigkeit von Q bis zu den gesuchten Werten extrapoliert. Die extrapolierten Werte wurden in den Abbildungen durch ein Kreuz (×) angegeben. Für sie wurde kein mittlerer Fehler eingetragen. Die relativen spektralen Empfindlichkeiten wurden konventionsgemäß auf den größten Wert innerhalb der untersuchten Wellenlängenserie bezogen.

Ergebnisse

Die Form und die Lage des Maximum einer spektralen Wirksamkeitskurve kann von dem Energieniveau des Reizlichts abhängen (Autrum 1955). Deshalb wurden Wirksamkeitskurven für Spektrallicher gleicher Quantenzahlen für zwei verschiedene Quantenzahlen, die sich wie 1:10 verhielten, bestimmt (Abb. 1). Die beiden eingipfligen Kurven zeigen keine bedeutenden Unterschiede, wenn man sie so projiziert, daß beide Maxima gleich hoch erscheinen.

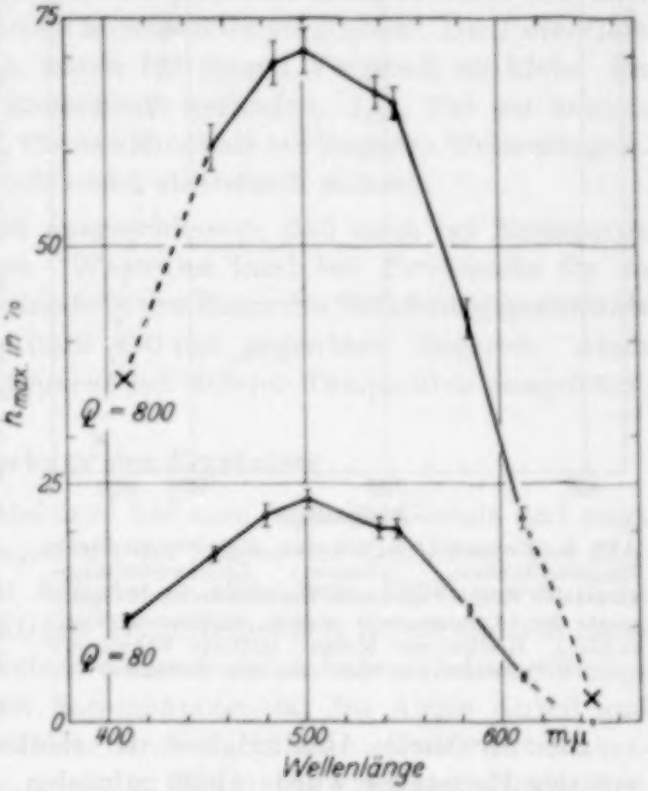


Abb. 1. *Eupagurus bernhardus*. Spektrale Wirksamkeit quantengleicher Reizlichter für zwei verschiedene relative Quantenzahlen Q. Abszisse: Lichtwellenlänge. Ordinate: Amplitude $h$max des Belichtungspotentials in Prozent des Bezugswertes. Parameter: relative Quantenzahl

Relative spektrale Empfindlichkeiten wurden für zwei h_{max}-Werte (20 und 70% des Bezugswertes) bestimmt. Dabei unterschieden sich die Quantenzahlen etwa um eine logarithmische Einheit für 501 mμ. Abb. 2 zeigt die Kurve spektraler Empfindlichkeit für $h_{max} = 20\%$ des Bezugswertes. Die für die beiden verschiedenen Potentialhöhen gewonnenen Kurven der relativen spektralen Empfindlichkeit unterscheiden sich nicht signifikant voneinander.

Der Unterschied in der Energie des Reizlichts für die beiden ermittelten Kurven der spektralen Empfindlichkeit und die beiden Kurven der spektralen Wirksamkeit ist mit einer Größenordnung nicht groß. Immerhin fand AUTRUM (1955) schon in diesem Intensitätsbereich deutliche Verschiebungen in den spektralen Wirksamkeitskurven für *Calliphora*.

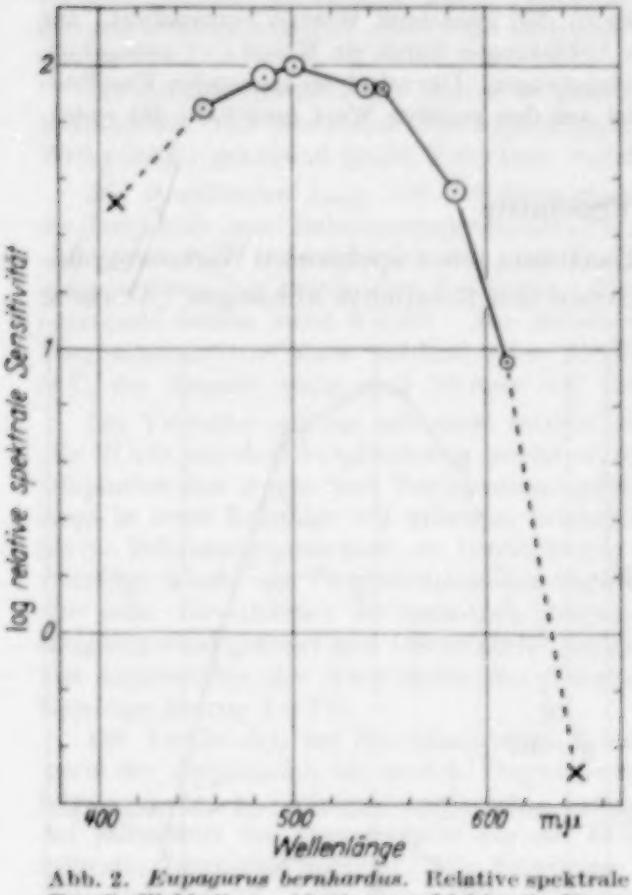


Abb. 2. *Eupagurus bernhardus*. Relative spektrale Empfindlichkeit. Abszisse: Lichtwellenlänge. Ordinate: relative spektrale Empfindlichkeit (Kehrwert der Quantenzahl gleich wirksamer Reizlichter). Radien der Kreise: mittlere Fehler der Mittelwerte (in Richtung der Ordinate)

Die Kurve der spektralen Empfindlichkeit hat bei einer Wellenlänge nahe 500 mμ (vermutlich etwas oberhalb 500 mμ) ein Maximum, zu den längeren Wellenlängen hin fällt sie steil ab. Ein weiteres Maximum oberhalb 600 mμ wurde nicht gefunden. Die genaue Lage des Maximum läßt sich noch nicht angeben, da der Abstand der geprüften Wellenlängen zwischen 501 und 538 mμ sehr groß ist. Sie wird auf 505—510 mμ geschätzt.

Die Variabilität der Form der Spektralempfindlichkeit von Tier zu Tier war, wie auch aus den mittleren Fehlern der Mittelwerte zu ersehen ist, gering. Bei allen Tieren wurden mit dem Reizlicht 501 mμ die höchsten Werte der Spektralempfindlichkeit und Wirksamkeit gemessen.

Eine deutliche Abhängigkeit der relativen Spektralempfindlichkeit von der Reizstärke wurde nicht gefunden. Die Sensitivitätskurven bei den beiden verschiedenen Potentialhöhen lassen vielleicht vermuten, daß das Empfindlichkeitsmaximum mit steigender Reizintensität sich zu kürzeren Wellenlängen hin verschiebt, von etwa 510 mμ nach etwa 500 mμ. Bei höheren Reizlichtstärken ist die Spektralempfindlichkeitskurve etwas spitzer als bei geringeren.

Die Stufe in den Kurven zwischen 540 und 560 mμ trat nur bei den Sensitivitäts- und Wirksamkeitskurven kleiner Reizlichtenergie für die niedrigen Werte der Amplituden bzw. der Quantenzahlen auf. Sie ist vermutlich nicht signifikant.

Die vorliegende Spektralempfindlichkeitskurve von *Eupagurus* deckt sich, abgesehen von einem etwas flacheren Abfall zu den langen Wellenlängen, mit der von WALTHER und DODT (1959) bei *Periplaneta* gemessenen Kurve. GRAHAM und HARTLINE (1935) bestimmten die spektrale Empfindlichkeitskurve von *Limulus* nach der Entladungsfrequenz einer aus einem Ommatidium abgehenden Nervenfaser. Die Kurve, deren Maximum nahe 520 mμ liegt, hat einen ähnlichen Verlauf wie die von *Eupagurus*.

WALTHER (1958) beschreibt, daß der zeitliche Verlauf des Belichtungspotentials von *Periplaneta* von der Wellenlänge des Reizlichts abhängig ist. Belichtungspotentiale auf Lichtreize der Wellenlänge 400 mμ haben einen langsameren Verlauf als gleich hohe Potentiale auf Reizlicht der Wellenlänge 500 mμ.

Um zu prüfen, ob auch für *Eupagurus* eine Abhängigkeit der Gestalt des Belichtungspotentials von der Wellenlänge des Reizlichts besteht, wurden die Zeiten von Reizbeginn bis zum Erreichen des Potentialmaximum (t_{max}) und die Zeit des Potentialabfalls vom Maximum bis auf dessen halben Wert (t_2) für die Reizwellenlängen 454, 501 und 584 mμ für gleich hohe Potentiale miteinander verglichen. Die Potentiale von der Wellenlänge 409 mμ waren für diesen Vergleich zu klein. Es wurden nur sehr geringe Unterschiede gefunden. t_{max} war bei kurzen Wellenlängen etwas größer, t_2 etwas kleiner als bei längeren Wellenlängen. Diese Unterschiede ließen sich nicht statistisch sichern.

Es ist damit jedoch nicht ausgeschlossen, daß auch bei *Eupagurus* solche Unterschiede bestehen. WALTHER fand bei *Periplaneta* für so kurze Reize deutliche Unterschiede in der Form des Belichtungspotentials erst bei Wellenlängen unterhalb 450 mμ gegenüber längeren. Auch wurden die Versuche an *Eupagurus* bei tieferer Temperatur ausgeführt.

Besprechung der Ergebnisse

Die spektrale Sensitivitätskurve hat eine einfache Gestalt und zeigt keine auffälligen Veränderungen mit der Stärke des Reizlichts. Der Einfluß von monochromatischer Adaptation (WALTHER 1958) wurde nicht untersucht. Die Kurve spektraler Empfindlichkeit ist vermutlich keine reine Einrezeptor-Kurve, sondern wahrscheinlich haben mehrere Rezeptortypen an dem gemessenen Summenpotential des Auges Anteil und beeinflussen damit die Gestalt der Kurve. Ob und wieweit die Schutzpigmente, ähnlich wie dies AUTRUM (1955) bei *Calliphora* feststellte, einen Einfluß auf die Form der Sensitivitätskurve haben, läßt sich noch nicht übersehen. Das Irispigment reflektiert leuchtend gelb, das Pigment der Retinulazellen ist braunschwarz. Die Stufe in der Sensitivitätskurve bei 550 mμ könnte auf eine Gelbdurchlässigkeit der Schutzpigmente hinweisen. Dann sollte aber diese Stufe mit steigender Energie des Reizlichts deutlicher werden (AUTRUM 1955) und nicht, wie es gefunden wurde, verschwinden. Die Cornealinsen und Kristallkegel erscheinen nicht gefärbt.

KAMPA (1955) sowie FISHER und GOLDIE (1959) isolierten aus den Augen von Euphausiiden einen Sehfarbstoff, dessen Absorptionsmaximum zwischen 460 und 465 mμ liegt. Aus dem Auge von *Homarus americanus* isolierten WALD und HUBBARD (1957) einen Sehfarbstoff, der gleichartigen Aufbau wie das Rhodopsin der Vertebraten besitzt, sie bezeichneten ihn deshalb als Hummer-Rhodopsin. Das Absorptionsmaximum des Hummer-Rhodopsin liegt bei etwa 515 mμ.

Versuchsweise wurden die Absorptionskurve des Hummer-Rhodopsin und die spektrale Empfindlichkeitskurve des *Eupagurus*-Auges übereinander gezeichnet. Es zeigt sich dabei eine große Übereinstimmung der beiden Kurven, doch fallen besonders zwei Unterschiede ins Auge: 1. Das Maximum der Kurve der Spektralempfindlichkeit ist gegenüber der Absorptionskurve etwas (um etwa 10 mμ) zu den kürzeren Wellenlängen hin verschoben. 2. Die Kurve der Spektralempfindlichkeit ist flacher als die Absorptionskurve des Hummer-Rhodopsin.

Vermutlich enthält auch das *Eupagurus*-Auge ein Rhodopsin als Sehfarbstoff, und die vorliegende Spektralsensitivitätskurve wird hauptsächlich von diesem Rhodopsin bestimmt. Für die Unterschiede der beiden verglichenen Kurven kommen in erster Linien drei Ursachen in Betracht: 1. Die Absorptionsmaxima der Sehfarbstoffe können von Tierart zu Tierart verschieden sein. 2. Bei der Spektralempfindlichkeitskurve können mehrere Rezeptortypen beteiligt sein, die die Form der Kurve verändern und ihr Maximum verschieben. 3. Die Absorptionskurve eines Farbstoffs wird bei hoher Farbstoffkonzentration flacher (vgl. RUSHTON 1959).

Die Existenz mehrerer Rezeptortypen im Auge von *Eupagurus bernhardus* ist zwar sehr wahrscheinlich, allerdings bisher noch nicht erwiesen.

Zusammenfassung

Für das Auge von *Eupagurus bernhardus* wurden elektrophysiologisch spektrale Wirksamkeitskurven quantengleicher monochromatischer Reizlichter und relative spektrale Empfindlichkeitskurven bestimmt. Die spektrale Empfindlichkeit hat ein Maximum bei einer Wellenlänge etwas oberhalb 500 mμ.

Literatur

AUTRUM, H.: Die spektrale Empfindlichkeit der Augenmutation white-apricot von *Calliphora erythrocephala*. Biol. Zbl. **74**, 515 (1955).

DARTNALL, H. J. A.: The visual pigments. London: John Wiley & Sons 1957.

FISHER, L. R., and E. H. GOLDIE: The eye pigments of an euphausiid crustacean *Meganyctiphanes norvegica* (M. Sars). Proc. XV. Int. Congr. Zool. 1958, S. 533 (1959).

Graham, C. H., and H. K. Hartline: The response of single visual sense cells to lights of different wave-lengths. J. gen. Physiol. **18**, 917 (1935).

Kampa, E. M.: Euphausiopsin, a new photosensitive pigment from eyes of euphausiid crustaceans. Nature (Lond.) **175**, 996 (1955).

Koller, G.: Versuche über den Farbensinn der Eupaguriden. Z. vergl. Physiol. **8**, 337 (1928).

Rushton, W. A. H.: Visual pigments in man and animals and their relation to seeing. Progr. Biophysics and Biophysic. Chemistry **9**, 240 (1959).

Schneider, G.: Zur spektralen Empfindlichkeit des Komplexauges von *Calliphora*. Z. vergl. Physiol. **39**, 1 (1956).

Stieve, H.: Elektrophysiologische Untersuchungen des Auges von *Eupagurus bernhardus* L. Helgol. wiss. Meeresunters. **7**, 149 (1960).

Wald, G., and R. Hubbard: Visual pigment of a decapod crustacean: the lobster. Nature (Lond.) **180**, 278 (1957).

Walther, J. B.: Untersuchungen am Belichtungspotential des Komplexauges von *Periplaneta* mit farbigen Reizen und selektiver Adaptation. Biol. Zbl. **77**, 63 (1958).

Walther, J. B., u. E. Dodt: Die Spektralsensitivität von Insekten-Komplexaugen im Ultraviolett bis 290 mμ. Z. Naturforsch. **14b**, 273 (1959).

Dr. H. Stieve, Hamburg-Groß Flottbek, Elbchaussee 199,
Biologische Anstalt Helgoland

Zeitschrift für vergleichende Physiologie 43, 526—530 (1960)

Aus dem Zoologischen Institut der Universität Münster
(Direktor: Prof. Dr. Dr. h.c. B. Rensch)

SCHALLREAKTIONEN VON *LITHOBIUS FORFICATUS* L. (CHILOPODEN)

Von

Christoph Meske

Mit 1 Textabbildung

(Eingegangen am 27. Juni 1960)

1839 entdeckte der Russe J. F. Brandt bei dem Diplopoden *Glomeris* ein Sinnesorgan unbekannter Funktion, das später als *Tömösvarysches Organ* oder Schläfenorgan benannt und dann bei der Mehrzahl aller Myriapoden gefunden wurde. Es liegt beiderseits zwischen Antennen und Ocellen. Bei *Lithobius forficatus* befindet es sich etwas ventralwärts vom vorderen Rand des Ocellenfeldes. Der feinere Aufbau des Organs wurde besonders von C. Hennings (1904, 1906) und O. Pflugfelder (1933) genau beschrieben. Es besteht bei *Lithobius forficatus* aus einem annähernd runden Organfeld aus verstärktem Chitin, das von einem wulstförmigen Rand umgeben ist. Im Mittelpunkt des Feldes befindet sich eine Öffnung von 12 μ Durchmesser (Hennings). Unterhalb dieser Öffnung liegt eine Anzahl von Sinneszellen. Diese stehen mit Ganglienzellen in Verbindung, die durch den Nervus Tömösvaryi mit dem Protocerebrum verbinden. Durch die Sinneszellen zieht sich der Länge nach ein dünnes Fibrillenbündel. Im distalen Teil der Sinneszellen sind diese Fibrillen von Flüssigkeit umgeben. Hieraus schließt Pflugfelder auf eine Schwingungsfähigkeit der Fibrillenbündel und hält es für wahrscheinlich, „daß die Schläfenorgane einer Perception von Erschütterungen, vielleicht auch von Geräuschen und Tönen dienen." Auch K. Verhoeff vertrat 1925 die Ansicht, daß die Schläfenorgane möglicherweise zur Tonwahrnehmung dienen. Hennings hielt dagegen sowohl Schall- als auch Geruchswahrnehmung durch das Tömösvarysche Organ für unwahrscheinlich und vermutete in ihnen Rezeptoren für Luft- und Erdfeuchtigkeit oder für Veränderungen der atmosphärischen Elektrizität, des Luftdrucks oder der Wärme. Fast die gleiche Ansicht hatte bereits Tömösvary (1882) vertreten. Andere Autoren hatten die Schläfenorgane sogar als Lichtsinnesorgane gedeutet.

Versuche mit Schallwellen hatte bereits Hennings angestellt, jedoch „vollständig negative Resultate" erzielt. Pflugfelder hatte das Schläfenorgan von *Lithobius* auszuschalten versucht, ohne jedoch hierbei zu Ergebnissen zu gelangen. Neuerdings hatte auch H. Klingel (1960)

Chilopoden der Gattungen *Scutigera* und *Scolopender* Schallreizen ausgesetzt, ohne kenntliche Reaktionen zu erhalten.

Nachdem ich selbst in Vorversuchen den Eindruck gewonnen hatte, daß *Lithobius* doch auf Schallwellen reagiert, baute ich folgende Versuchsanordnung auf. Mittels eines RC-Generators der Firma Philipps wurden in einem Rundfunkgerät „Nordmende Typ 200-9" Töne verschiedener Frequenzen erzeugt. Das Versuchstier befand sich in einem runden, oben offenen Gefäß von 15,5 cm Durchmesser und 7 cm Höhe, das aus 1,5 cm dickem Schaumgummi bestand und das an 0,5 mm starken Gummifäden an der Decke des Versuchsraumes aufgehängt war. Generator, Rundfunkgerät und jeder Fuß des Tisches, auf dem diese Geräte standen, waren gleichfalls mit Schaumgummi unterlegt. Auf diese Weise konnte eine Vibration des Versuchsgefäßes praktisch vollkommen ausgeschaltet werden. Der Lautsprecher befand sich seitlich vom Versuchsgefäß in 75 cm Abstand, getrennt durch eine Pappwand, mit der ich das Versuchsgefäß zur Vermeidung optischer Störungen umstellt hatte.

Es zeigte sich, daß *Lithobius forficatus* auf Schallreize zwischen 50 und 5000 Hz deutliche Reaktionen zeigt, allerdings zwischen 50 und 200 Hz nur vereinzelte. Das jeweils im Versuchsgefäß laufende Exemplar hielt beim plötzlichen Erklingen eines Tones von etwa $^1/_2$ sec Dauer spontan im Laufen inne und verharrte dann in unbeweglicher Stellung, meistens so lange, wie der Ton erschallte, manchmal aber auch mehrere Sekunden länger, maximal etwa bis zu einer Minute. In einigen Fällen bestand die Reaktion darin, daß das Tier beim Erschallen des Tones plötzlich schneller lief, was auch meist nur einige Sekunden anhielt. (In 8% der positiven Reaktionen beobachtet.) Einige Male konnte auch ein abruptes Umkehren der Laufrichtung mit nachfolgendem Davonrasen beobachtet werden. Manchmal war die Schallreaktion dadurch besonders intensiv, daß das Tier seinen Lauf ganz kurz abstoppte, um dann mit besonders großer Geschwindigkeit davonzuschießen. Beim ruhig sitzenden *Lithobius* konnte ich keinerlei Reaktionen auf Schall beobachten.

Tabelle 1. *Schallreaktionen normaler Lithobius forficatus*

	Frequenz					
	200 Hz	500 Hz	1000 Hz	2000 Hz	3000 Hz	5000 Hz
Zahl der Versuchstiere . .	26	32	32	32	26	26
Zahl der Versuche	130	160	160	160	130	130
Zahl der Reaktionen . . .	81	117	118	127	50	24
Prozentsatz der Reaktionen	62,4	73,7	74,3	80,0	38,5	18,5

Wie die Tabelle 1 lehrt, erhielt ich die häufigsten Reaktionen bei Tönen zwischen 500 und 2000 Hz. Auf Töne unter 200 Hz reagierte *Lithobius* nur noch vereinzelt. Ebenfalls sank die Reaktionshäufigkeit oberhalb von 3000 Hz deutlich ab.

Auf manuelle Erschütterungen des Versuchsgefäßes oder der Aufhängevorrichtung reagierten die Hundertfüßer nicht, ebensowenig auf in Abständen gegebene, nahezu lautlose Vibrationsstöße eines Aquariendurchlüfters, der Erschütterungen mit einer Frequenz von 50 Hz erzeugte und der sich in der Mitte einer Petrischale von 15 cm Durchmesser befand, in welcher sich jeweils das Versuchstier befand.

Tabelle 2. *Schallreaktionen von Lithobius forficatus mit verklebten Schläfenorganen*

	Frequenz					
	200 Hz	500 Hz	1000 Hz	2000 Hz	3000 Hz	5000 Hz
Zahl der Versuchstiere . .	15	15	15	15	15	15
Zahl der Versuche	75	75	75	75	75	75
Zahl der Reaktionen . . .	1	19	20	12	2	2
Prozentsatz der Reaktionen	1,3	25,3	26,7	16,0	2,6	2,6

Tabelle 3. *Schallreaktionen von normalen Lithobius forficatus nach Äthernarkose*

	Frequenz					
	200 Hz	500 Hz	1000 Hz	2000 Hz	3000 Hz	5000 Hz
Zahl der Versuchstiere . .	4	7	7	7	4	4
Zahl der Versuche	20	35	35	35	20	20
Zahl der Reaktionen . . .	11	27	25	27	8	5
Prozentsatz der Reaktionen	55,0	77,2	71,5	77,2	40,0	25,0

Tabelle 4. *Schallreaktionen von Kontrolltieren mit Nagellackflecken am Kopf außerhalb der Schläfenorgane*

	Frequenz					
	200 Hz	500 Hz	1000 Hz	2000 Hz	3000 Hz	5000 Hz
Zahl der Versuchstiere . .	4	7	7	7	4	4
Zahl der Versuche	20	35	35	35	20	20
Zahl der Reaktionen . . .	14	22	19	19	4	2
Prozentsatz der Reaktionen	70,0	62,9	54,3	54,3	20,0	10,0

In einem Kontrollversuch wurde das oben beschriebene Versuchsgefäß aus Schaumgummi an 10 m langen Fäden im Treppenhaus des Zoologischen Institutes im 3. Stockwerk aufgehängt, während sich Lautsprecher und Generator auf dem Boden des Kellergeschosses 75 cm neben dem frei hängenden Versuchsgefäß befanden. Die Reaktionen der Tiere waren hierbei die gleichen wie bei der eingangs geschilderten Versuchsanordnung.

Zur Klärung der Frage nach der Funktion des Schläfenorgans klebte ich Lithobien in Äthernarkose unter der binokularen Lupe das Organ mit einem Tropfen Nagellack zu. Die Schallversuche (Tabelle 2) wurden

jeweils 2 Std nach dem Erwachen aus der Narkose vorgenommen. Es ergab sich, daß ein Teil der Tiere bei allen gebotenen Frequenzen keinerlei Reaktionen mehr zeigten, einige nur gelegentlich, einzelne dagegen immer noch relativ gut reagierten. Man kann vermuten, daß die positiven Reaktionen auf nicht vollständigen Verschluß des Organs, z. B. infolge miteingeschlossener Luftblasen, zurückzuführen sind. Beachtenswert ist, daß aber selbst bei den Tieren, deren Schläfenorgane anscheinend mangelhaft verklebt waren, bei 200 Hz nur in einem einzigen Falle einmal eine Reaktion zu sehen war.

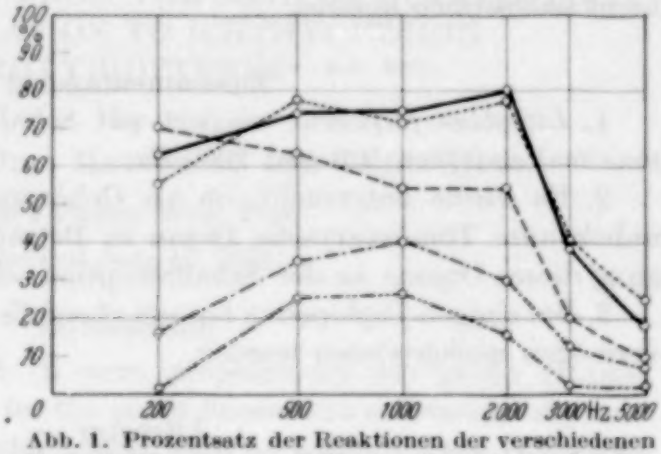


Abb. 1. Prozentsatz der Reaktionen der verschiedenen Versuchstiergruppen. Ordinate: Prozentsatz der Reaktionen. Abszisse: Frequenzhöhe in Hertz (logarithmisch). Unbehandelte Tiere: —— Tiere mit verklebten Schläfenorganen: —·—·— Kontrolltiere nach Äthernarkose: ------ Kontrolltiere mit Lack außerhalb der Schläfenorgane: — — — Tiere mit beschädigten Schläfenorganen: —·—·—

Kontrolltiere, die nur eine Äthernarkose erhalten hatten, reagierten dagegen nach 2 Std wieder wie unbehandelte Tiere (Tabelle 3). Andere Kontrolltiere, denen Nagellack auf die Oberseite des Kopfes und zwischen die Antennen außerhalb der Schläfenorgane geklebt worden war, reagierten jedoch bei den mittleren und höheren Frequenzen etwas schlechter als unbehandelte Tiere (Tabelle 4).

Zusätzlich führte ich an acht *Lithobius forficatus* Beschädigungen des Tömösvaryschen Organs durch, indem ich den wiederum mit Äther betäubten Tieren mit einer feinen Nadel in das Organ stach. Wie die mit diesen Exemplaren angestellten Versuche zeigen (Tabelle 5), war

Tabelle 5. *Schallreaktionen von Lithobius forficatus mit mechanisch beschädigten Schläfenorganen*

	Frequenz					
	200 Hz	500 Hz	1000 Hz	2000 Hz	3000 Hz	5000 Hz
Zahl der Versuchstiere . .	8	8	8	8	8	8
Zahl der Versuche	40	40	40	40	40	40
Zahl der Reaktionen . . .	7	14	16	12	5	3
Prozentsatz der Reaktionen	17,5	35,0	40,0	30,0	12,5	7,5

auch hier eine deutliche Verminderung der Häufigkeit der Schallreaktionen gegenüber unbehandelten Tieren zu beobachten. Zwei der so operierten Tiere reagierten allerdings noch relativ gut, was vielleicht auf nichtgenügende Zerstörung des Organs zurückzuführen ist.

Insgesamt lehren die Versuche, daß *Lithobius forficatus* Schallwellen wahrnimmt, und daß es den Anschein hat, daß das Tömösvarysche Organ an der Rezeption der Schallwellen zumindest beteiligt ist (Abb. 1).

Begonnene Versuche mit Diplopoden der Gattungen *Glomeris*, *Polydesmus* und *Schizophyllum* zeigen eine entsprechende Schallwahrnehmung, obwohl Hennings für *Schizophyllum* das Schläfenorgan nicht nachweisen konnte.

Zusammenfassung

1. *Lithobius forficatus* reagiert auf Schallwellen von 50—5000 Hz, maximal zwischen 500 und 2000 Hz.

2. Es wurde untersucht, ob als Gehörorgan das bisher funktionell unbekannte Tömösvarysche Organ in Betracht kommt. Eine Beteiligung dieses Organs an der Schallrezeption scheint zu bestehen.

3. Bei einigen Diplopoden konnte ebenfalls ein Schallwahrnehmungsvermögen nachgewiesen werden.

Literatur

Hennings, C.: Das Tömösvarysche Organ der Myriapoden. I. Z. wiss. Zool. **76**, 26—52 (1904).

Hennings, C.: Das Tömösvarysche Organ der Myriapoden. II. Z. wiss. Zool. **80**, 576—641 (1906).

Klingel, H.: Vergleichende Verhaltensbiologie der Chilopoden *Scutigera coleoptrata* L. („Spinnenassel") und *Scolopendra cingulata* Latreille (Skolopender). Z. Tierpsychol. **17**, 11—30 (1960).

Pflugfelder, O.: Über den feineren Bau der Schläfenorgane der Myriapoden. Z. wiss. Zool. **143**, 127—155 (1933).

Tömösvary, Ö.: Eigentümliche Sinnesorgane der Myriapoden. Math.-naturwiss. Ber. aus Ungarn **1** (1882/83). Zit. nach Pflugfelder.

Verhoeff, K.: Chilopoda. In: Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs. Leipzig 1925.

Cand. rer. nat. Ch. Meske,
Zoologisches Institut der Universität Münster i. Westf., Badestr. 9

Zeitschrift für vergleichende Physiologie 43, 531—543 (1960)

From Biological Laboratory, Keio University, Yokohama-Hiyoshi (Japan)

ON THE PROPERTIES OF CYPRINO-POURPRE A 2, A PTERIN ISOLATED FROM THE SKIN OF CYPRINIDAE, AND ITS RELATION TO ICHTHYOPTERIN OR 7-HYDROXYBIOPTERIN* ** ***

By

YASUMASA MORI, JIRO MATSUMOTO and TADAO HAMA

With 5 Figures in the Text

(Received June 14, 1960)

Introduction

Cyprino-pourpre A and -B were proposed by our group (HAMA, GOTO and KUSHIBIKI 1952) for the violet fluorescent substances of pterin type which were found in the colored skin or scales of carp *(Cyprinus carpio)* and related species by paper chromatography (solvent: n-butanol-acetic acid-water 4:1:1, Table 1). Subsequently, the following results were briefly reported by KUSHIBIKI, HAMA and GOTO (1954). Cyprino-pourpre A was composed of two substances, -A 1 and -A 2 (solvent: 3% NH_4Cl, Table 1). These substances had similar chemical properties as to oxido-reductive behavior and the change in their fluorescent color with pH. Among them, Cyprino-pourpre A 1 was almost certainly identical with isoxanthopterin, and Cyprino-pourpre A 2 corresponded to Fluorescyanine (POLONOVSKI, BUSNEL and PESSON 1943) or Ichthyopterin (HÜTTEL and SPRENGLING 1943) and its photolability was for the first time discovered by us, i.e. Cyprino-pourpre A 2 was transformed into Cyprino-pourpre B by irradiation. However, the results of the photolysis itself and decomposed products were criticized by NAWA, MATSUURA, GOTO and HIRATA (1955) and ZIEGLER-GÜNDER (1956). Our results will be described again in detail, with their results in mind.

---

* Contribution from Biological Laboratory, Keio University No. 20.

** This work was supported in part by a research grant from Keio University.

*** The authors express their sincere thanks to Prof. A. ALBERT, the Australian National University, Canberra, for his critical reading of this manuscript and generous supply of isoxanthopterin and to Prof. S. TAKATSUKI, Tokyo University of Education, Tokyo, for his continual interest in the work. They also wish to thank Dr. S. NAWA, National Institute of Genetics, Misbima, for kind supply of isoxanthopterin, Prof. Y. OYAGI, Tokyo University of Education, Tokyo, for his valuable suggestion regarding spectrophotometric assay, and Mr. N. SUÉ, the Japan American Mercantile Co., Ltd., for providing them an opportunity to use the Farrand spectrofluorimeter.

Recently, TSCHESCHE and GLASER (1958) reported the identity of Ichthyopterin with 7-hydroxybiopterin. To discover whether Cyprino-pourpre A2 is identical with 7-hydroxybiopterin is one of the main purposes of this study.

Finally, some consideration on the mutual relations among these, and similar substances will be presented from the chemical and biological standpoints.

Materials and Methods

Three types of goldfish *(Carassius auratus)*, "Ryûkin", "Kurodémékin" and "Toméirin" which we used in this experiment, are mutually clearly distinguished with the color of the scales, that is, red in Ryûkin, quite black in Kurodémékin and transparent in Toméirin in adult, but the larvae of these types can not be distinguished one to another since they assume a brownish black color, being covered with the larval melanophores.

Extraction of fluorescent substances. The extraction was mainly carried out using the adult skin and scales of Ryûkin (2 year-old-fishes ranging in body length from 3.3 to 4.8 cm). Cyprino-pourpre A2 was obtained following to the two methods using the skin and scales (about 35 gm in fresh weight) of one hundred individuals in each treatment. 1. The fresh materials were homogenized and dried by the freeze drying method. After successive treatments with acetone-ether (3:1), ether and absolute ethanol, the substances were extracted with ammoniacal ethanol (ethanol: NH_4OH: water 70:1:29) by good stirring for 24 hours. The extracted solution was concentrated *in vacuo* at 70° C. 2. From the fresh materials homogenized, the substances were at first extracted with hot water (80° C). The successive procedures were carried out following to the method of CRAMMER (1948). That is, the extracted solution was saturated with ammonium sulfate, followed by centrifugation. By treating the resulting solution with phenol, followed by ether, the fluorescent substances were transferred into an aqueous layer. This solution was concentrated in about 3 ml.

Purification of Cyprino-pourpre A2. The fluorescent substances obtained as such were purified by paper chromatography (Tôyô filter paper No. 51A, no fluorescence and ashes), employing three kinds of solvents in the following sequences; n-butanol-acetic acid-water (4:1:1), 5% acetic acid and n-propanol-1% ammonia (2:1) or 5% sodium citrate, 15% Na_2HPO_4 and n-propanol-1% ammonia (2:1). After finishing each development, the homogeneous band corresponding to Cyprino-pourpre A2 on the chromatogram[1] was cut off. Cyprino-pourpre A2 was eluted with water from the hanging band using a descending method and chromatographed on paper. The last band to provide for experiments was washed beforehand in alcohol-ether, and then in ether. The paper rags were centrifuged. Cyprino-pourpre A1 was purified in the same way as in Cyprino-pourpre A2.

Ultraviolet absorption spectroscopy. 2 ml of the aqueous solution obtained was mixed with 2 ml of 0.2 N HCl or 0.2 N NaOH. The measurement was carried out using the Beckman type spectrophotometer (Hitachi, Model EPU-2). The solution extracted from the filter paper treated with the same procedure was used as a control. The test for the possible breakdown of the material after finishing measurement was negative.

pH-fluorescence curve. The following buffers were prepared according to KAVANAGH and GOODWIN (1949): 1 N HCl (pH 0), 0.3 N H_2SO_4 (pH 1.2), mixture of

[1] Fluorescent substances were detected by their fluorescence using a U.V. lamp emitting strongly at 360 mμ.

0.1 M citric acid and 2 N H_2SO_4 (pH 2.0—2.1), McIlvaine's citric acid-phosphate buffers (pH 2.7—8.2), mixture of 0.2 M sodium phosphate and 0.2 M sodium carbonate (pH 9.2—10.3), 0.2 M sodium carbonate (pH 11.3), 0.01 N NaOH (pH 12.1), 0.1 N NaOH (pH 13.1), and 1 N NaOH (pH 14.0). Quinine sulfate dissolved in 0.1 N H_2SO_4 (usually 1.0, 0.5, 0.2 μg/ml) was used as a standard of fluorescence intensity owing to the photolability of pterins. The reading of the sample at various pH was plotted for the standard reading of quinine. The concentrations were restricted to the range giving the linearity between the concentration of sample and its fluorescence intensity at pH 5.0 (Matsumoto and Mori 1958). The Hitachi fluorimeter — light source: Tôshiba mercury vapor lamp SHL-100 UV; photomultiplier: IP 28 (RCA); primary filter: Tôshiba UV-D2 (360 mμ); secondary filter: violet and blue interference filter, Hitachi No. 43 (430 mμ) and No. 46 (460 mμ) respectively — were used.

Fluorescence spectroscopy. The same volume of the aqueous solution and McIlvaine's citric acid-Na_2HPO_4 (pH 5.0) was mixed. The solution was excited with a mercury vapor lamp-U.V. filter (UV-D2) system and analysed on its spectral distribution of fluorescence using the accessory apparatus of the Hitachi Beckman type spectrophotometer. The measurement was carried out, at first, with an effective band width of 5 mμ (afterward, of 2 mμ) to determine the wavelength of the peak.

Results and Discussion

Pterin fraction in the larva and in the skin of the adult. The differences of the kinds of pterins between larva and adult are given in Fig. 1. Rana-chrome 1, Rhacophoro-jaune, Cyprino-pourpre A 2 and a little later Cyprino-pourpre C were detected in accordance with the appearance of chromatophores such as melanophores or xanthophores in the larva, followed by Cyprino-pourpre A 1 and -B with the increase of the chromatophores, and finally three pterins of Cyprino-pourpre A 2, -A 1 and -B alone became the main components of the adult skin. The *Rf* values of Cyprino-pourpre A 2 and -A 1 in various solvents are given in Table 1. Other pterins just described exist only in a very small

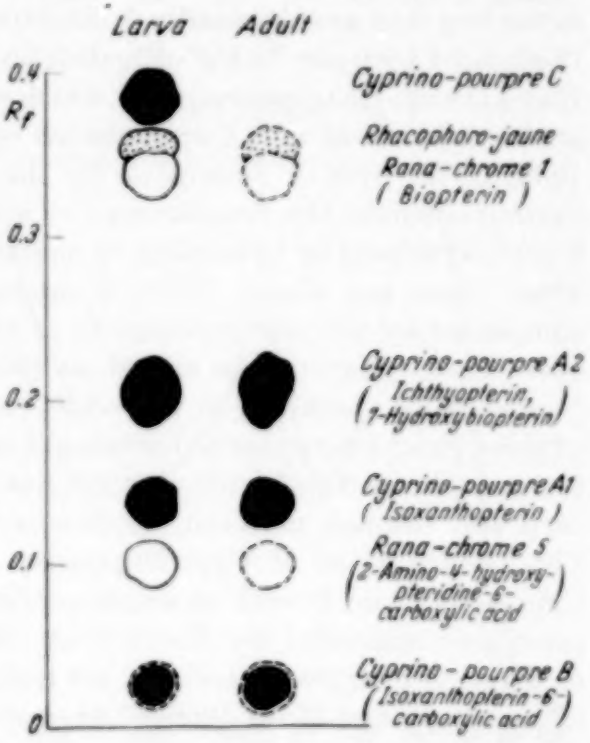


Fig. 1. Paper chromatogram showing differences in the kinds of pterins between adult and larva in the goldfish (Ryûkin, normal red-scaled type). Solvent: n-Propanol-1% ammonia (2:1). Ascending method, developed at 17° C, in the dark. Color of fluorescence: ● violet; ○ blue; ○ yellow. Broken circle: less in amount

Table 1. *Rf values of Cyprino-pourpre A2, -A1 and synthetic isoxanthopterin. Ascending method, developed at 17° C in the dark*

	Solvent	*Rf* values			
		Cyprino-pourpre A2	Synthetic* 7-hydroxy-biopterin	Cyprino-pourpre A1	Synthetic isoxantho-pterin
1	n-Propanol-1% ammonia (2:1) . . .	0.20		0.13	0.13
2	n-Butanol-acetic acid-water (4:1:1) . .	0.18	(0.13)	0.16	0.16
3	n-Butanol-ethanol-water (4:1:1) . .	0.08		0.07	0.07
4	Ethanol-n-butanol-conc. ammonia-water (10:3:2:5)	0.27		0.17	0.17
5	Methanol-2 N ammonia (7:3) . . .	0.30		0.28	0.28
6	Pyridine-n-propanol-water (3:5:2) . .	0.21		0.21	0.21
7	3% Sodium citrate	0.56		0.32	0.32
8	5% Acetic acid	0.69	(0.62)	0.40	0.40
9	3% NH_4Cl	0.58	(0.54)	0.30	0.30
10	5% Na_2HPO_4	0.57		0.33	0.33
11	3% Urea	0.66		0.32	0.32

2, 4, 5 used by ZIEGLER-GÜNDER (1956); 2, 8, 9 used by TSCHESCHE and GLASER (1958).

* TSCHESCHE and GLASER's data.

amount in the adult skin. Here, Rana-chrome 1, which was at first found in the frog skin was chemically demonstrated to be identical with biopterin (2-amino-4-hydroxy-6-(1',2'-dihydroxypropyl)-pteridine) by GOTO and HAMA (1958). Rhacophoro-jaune, which was at first found in the frog larva is almost identical with "sepia-pterine" (ZIEGLER-GÜNDER and HADORN 1958) in the eyes of *Drosophila* by the fact of the same *Rf* values by various solvents, the transformation into 2-amino-4-hydroxy-pteridine-6-carboxylic acid by irradiation or oxidation and others (HAMA and GOTO 1955; GOTO and HAMA 1957). Cyprino-pourpre C was found only accompanied by the chromatophores in the larva (MORI and MATSUMOTO 1956; HAMA, MATSUMOTO and MORI 1960).

Generally speaking, in the adult skin of Cyprinidae, the existence of three violet fluorescent substances of isoxanthopterin, isoxanthopterin-6-carboxylic acid and Ichthyopterin has been recognized in the Japanese carp and German material *(Leuciscus rutilus)* by NAWA *et al.* (1955). The identification of Cyprino-pourpre A1 with isoxanthopterin, and Cyprino-pourpre B with isoxanthopterin-6-carboxylic acid, which being previously suggested by NAWA *et al.* (1955) was also demonstrated by us. Cyprino-pourpre A1 and -A2 are quantitatively the main components (MATSUMOTO and MORI 1958) (0.45 μg and 0.77 μg per mg dry weight of skin and scales respectively)[1], Cyprino-pourpre B being in a very small

[1] Estimated by the fluorimetric method, employing synthetic isoxanthopterin for Cyprino-pourpre A1 and the spectrophotometric datum on 7-hydroxybiopterin (log ε at 342 mμ in 0.05 N NaOH = 4.16: TSCHESCHE and GLASER 1958) for Cyprino-pourpre A2 as a standard (unpublished data).

amount. From the above description and the paperchromatographic comparison with "Ichthyopterin" reported by HÜTTEL and SPRENGLING (1943) or other workers (ZIEGLER-GÜNDER 1956; TSCHESCHE and KORTE 1951 and 1955; TSCHESCHE and GLASER 1958, Table 1), Cyprino-pourpre A2 is assumed to be Ichthyopterin.

Ultraviolet absorption spectra. The spectra in the alkaline and acid solution and their maximum wavelength are given in Fig. 2, 3 and Table 2. From these figures and table, the spectrum in the alkaline

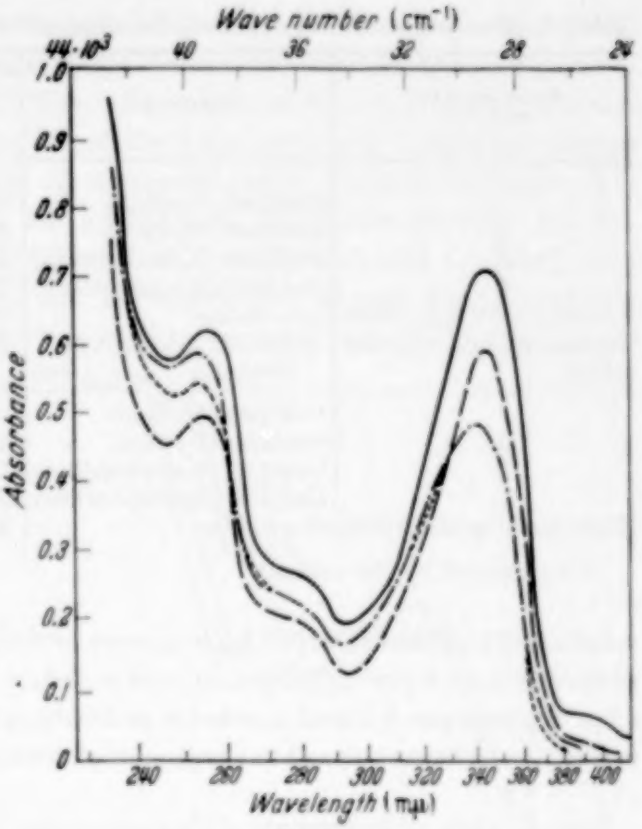


Fig. 2

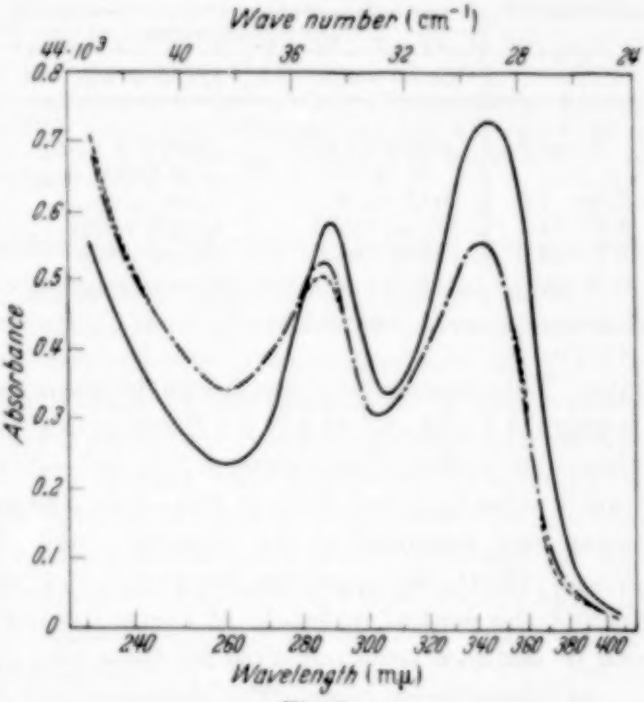


Fig. 3

Fig. 2. Ultraviolet absorption spectra of Cyprino-pourpre A2 and its related substances in 0.1 N NaOH. Maximum wavelength: Cyprino-pourpre A2 (255 mμ, 342.5 mμ); 7-Hydroxybiopterin (see Table 2); Cyprino-pourpre A1 (253 mμ, 339 mμ); Isoxanthopterin (254 mμ, 339 mμ; 254 mμ, 339 mμ in 0.1 N KOH, ALBERT and WOOD 1953). Readings were taken at 5 mμ intervals, except near peaks, where the intervals were 1—0.5 mμ. The spectrum of 7-hydroxybiopterin was reproduced from the TSCHESCHE and GLASER's datum, log ε in which was converted into the absorbance at a concentration of 10 μg/ml. ——— Cyprino-pourpre A2; – – – 7-Hydroxybiopterin; —·—· Cyprino-pourpre A1; ····· Isoxanthopterin

Fig. 3. Ultraviolet absorption spectra of Cyprino-pourpre A2 and its related substances in 0.1 N HCl. Maximum wavelength: Cyprino-pourpre A2 (289 mμ, 344 mμ); Cyprino-pourpre A1 (285.5 mμ, 340 mμ); Isoxanthopterin (286 mμ, 340 mμ). Readings were taken at 5 mμ intervals, except near peaks, where the intervals were 1—0.5 mμ. ——— Cyprino-pourpre A2; —·— Cyprino-pourpre A1; ····· Isoxanthopterin

Table 2. *Absorption maxima in the alkaline and acid solution of Cyprino-pourpre A 2*

Experimental number	Material	Absorption maxima 1 mμ	Absorption maxima 2 mμ	Solvent
1	Goldfish (Ryûkin)	256	342.5	0.1 N NaOH
2	Goldfish (Ryûkin)	255	342.5	0.1 N NaOH
3	Goldfish (Kurodémékin)	256	342.5	0.1 N NaOH
4	Goldfish (Kurodémékin)	256	342.5	0.1 N NaOH
ZIEGLER-GÜNDER (1956)	Cyprinidae	255, 256*	342*	0.1 N NaOH
TSCHESCHE and GLASER (1958)	Synthetic 7-hydroxy-biopterin	254.5*	342.5*	0.05 N NaOH
1	Goldfish (Ryûkin)	289	344	0.1 N HCl
2	Goldfish (Ryûkin)	288	344	0.1 N HCl
3	Goldfish (Kurodémékin)	289.5	343	0.1 N HCl
4	Goldfish (Kurodémékin)	289	343	0.1 N HCl
ZIEGLER-GÜNDER (1956)	Cyprinidae	289*	343*	0.1 N HCl

* Calculated by the authors.

solution of Cyprino-pourpre A 2 is almost perfectly in accordance with that of synthetic 7-hydroxybiopterin, and is clearly distinguished from that of Cyprino-pourpre A 1 and synthetic isoxanthopterin, the maximum of the latter two shifting toward the region of shorter wavelength in the alkaline and acid solutions. Here, it is noted that the absorption at 300 mμ in 0.1 N NaOH, which ZIEGLER-GÜNDER (1956) considered to be characteristic of Ichthyopterin in many species of Cyprinidae was not recognized in synthetic 7-hydroxybiopterin (TSCHESCHE and GLASER 1958) and ours. The opportunity was taken to examine the spectra of Cyprino-pourpre A 2 and -A 1 at pH 5.0 (McILVAINE's buffer) and pH 7.0 (1/15M phosphate buffer). The regions of 285, 343—344 mμ and 285, 345 mμ in the former substance and those of 285—286, 339 mμ and 283, 339 mμ in the latter were maximal at the respective pH. According to ALBERT and WOOD (1953), the spectrum between pH 1 and approximately pH 7 is that of the neutral molecule of isoxanthopterin. The same conception can be deduced from our data for these two substances.

Table 3. *Color of fluorescence of Cyprino-pourpre A 2 and -A 1 at various pH*

pH*	Color of fluorescence: Cyprino-pourpre A 2	Color of fluorescence: Cyprino-pourpre A 1
0— 1.2	yellowish green or faded	yellowish green or faded
2.0— 7.0	light violet	deep violet
8.0—11.3	bluish violet	bluish violet
12.1—14.0	bluish green	bluish green

* Media are almost similar to that used for pH-fluorescence curve. See text.

pH-fluorescence curve. The change in the fluorescent color with pH and the curves for Cyprino-pourpre A 2 and -A 1 are given in Table 3 and Fig. 4. Similar curves are shown up to pH 7, with peak situated at

pH 5—6, but the region between pH 7 and 12 is dissimilar. The shape is that expected if the neutral molecules are the most fluorescent (KAVANAGH and GOODWIN 1949). The pKa values of 10 ± 0.3 and of between 9 and 7 stand for the ionization of the 4-hydroxy and 7-hydroxy groups respectively in pterin ring of isoxanthopterin (Cyprino-pourpre A1) (ALBERT and WOOD 1953), and in the case of Cyprino-pourpre A2, the presence of dihydroxypropyl group at 6 position should be taken into consideration. Here, it will not be superfluous to add Prof. ALBERT's

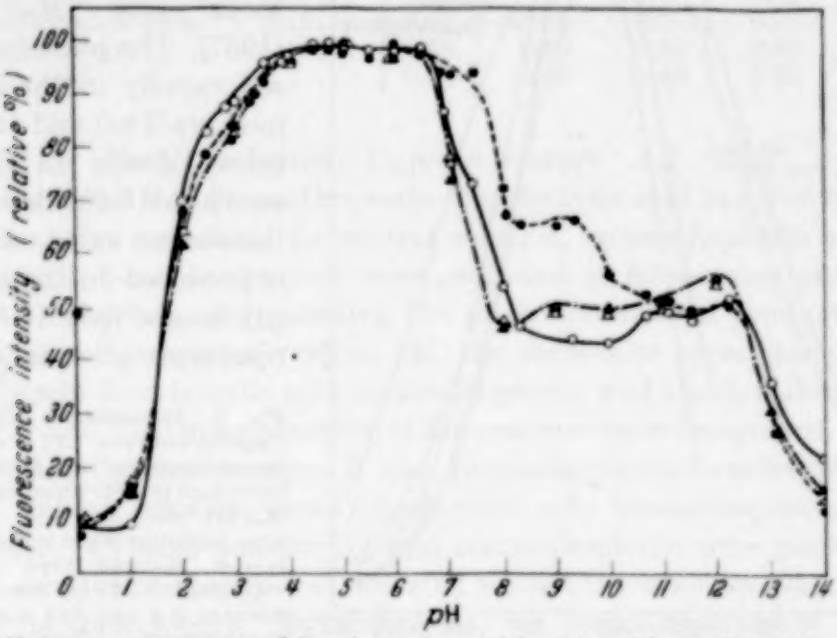


Fig. 4. pH-fluorescence curves of Cyprino-pourpre A2, -A1 and isoxanthopterin. Method of measurement is described in text. ○——○ Cyprino-pourpre A2 (violet filter); ●····● Cyprino-pourpre A2 (blue filter); △—·—△ Cyprino-pourpre A1 (violet filter); ▲····▲ Isoxanthopterin (violet filter)

kind indication, "— the ionization of the dihydroxypropyl group is not possible in a molecule which must already be a dianion from the two OH-groups on the rings (coulombic repulsion of hydroxyl-ions)".

Fluorescence spectrum. Measurements were carried out at pH 5.0, which corresponded approximately to the maximum of fluorescence intensity as shown in the pH fluorescence curve of Cyprino-pourpre A2, -A1 and isoxanthopterin. The curves and maximum wavelength of these are given in Fig. 5 and Table 4. As shown in the table, the maxima of 416 mμ in the former and 410 mμ in the latter two (400 mμ and 387 mμ in the Farrand type[1]) are expected from the fact that the maxima of absorption spectra of these substances at pH 5.0 are 285, 343—344 mμ and 285—286, 339 mμ respectively.

[1] We had a chance to use the Farrand type spectrofluorimeter (for the ultraviolet-visible regions, equipped with Brown Electronic Recorder). The difference of maxima between the Beckman and Farrand types is difficult for us to explain

Photochemical behavior. *Photolysis.* Cyprino-pourpre A2 is a fairly photolabile pterin. The transformation into Cyprino-pourpre B (isoxanthopterin-6-carboxylic acid), -A1 (isoxanthopterin) and another two unknown substances of violet (product C in Table 5) and yellow fluorescent color has been reported by KUSHIBIKI *et al.* (1954) and MORI and MATSUMOTO (1957). The photolysis passed rapidly in the alkaline media (pH 9.0 and 12.0) and rather slowly in the acid media (pH 5.0) and a yellow fluorescent substance alone is produced in the extreme pH media (pH 14.0). The results are given in Table 5.

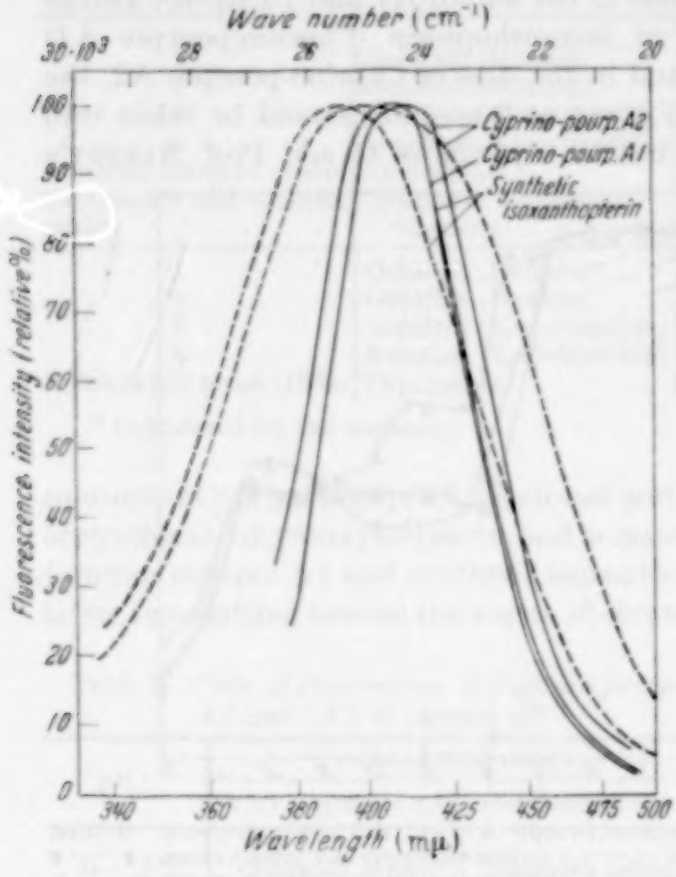


Fig. 5. Fluorescence spectra of Cyprino-pourpre A2, -A1 and isoxanthopterin in MCILVAINE's citric acid (0.1 M)-phosphate buffer (0.2 M), pH 5.0. —— Beckman type (effective band width: 5 mμ); – – – Farrand type (exciting wavelength: 345 mμ for Cyprino-pourpre A2 and 340 mμ for isoxanthopterin). See section of materials and methods, and Table 4

Table 4. *Maximum wavelength and spectral distribution of fluorescence spectrum of Cyprino-pourpre A2, -A1 and synthetic isoxanthopterin**. (MCILVAINE's buffer pH 5.0)

Material	Maximum wavelength mμ (Wavelength range giving 50 % intensity of maximum)			
	Exciting wavelength	Beckman type	Farrand type**	
		UV-D2 filter (360 mμ)	345 mμ for -A2 340 mμ for isoxanthopterin	285 mμ
Cyprino-pourpre A2		416 (393—454)	400 (346—473)	401 (357—458)
Cyprino-pourpre A1		410 (386—438)		
Synthetic isoxanthopterin		410 (383—435)	387 (344—432)	388 (349—435)

* The concentration of the samples (Cyprino-pourpre A2: $E^{1\,cm}_{342\,m\mu} = 0.71$, 0.52, 0.25; Cyprino-pourpre A1 and isoxanthopterin: 2.5, 1.2, 0.7 μg/ml) used for measurements was almost similar in both types.

** Scanned in 1 minute.

Table 5. *Rf values of photolyzed products of Cyprino-pourpre A 2. Ascending method, developed at 17° C in the dark*

Solvent	*Rf* values				
	Product A	Isoxanthopterin-6-carboxylic acid	Product B	Isoxanthopterin	Product C
n-Propanol-1% ammonia (2:1) .	0.03	0.02	0.13	0.13	0.11
n-Butanol-acetic acid-water (4:1:1)	0.07	0.06	0.17	0.16	
n-Butanol-ethanol-water (4:1:1)	0.01	0.01	0.07	0.07	
3% Sodium citrate	0.59	0.59	0.33	0.32	
5% Acetic acid	0.50	0.53	0.40	0.40	

In 0.1N NaOH solution, Cyprino-pourpre A2 ($E^{1\,cm}_{342\,m\mu} = 0.50$) was transformed into isoxanthopterin-6-carboxylic acid in a few minutes under the solar radiation. In neutral solution, isoxanthopterin and isoxanthopterin-6-carboxylic acid were produced in 60 minutes under the the same condition. By pursuing the photodecomposed products after various time intervals at various pH, the successive appearance of isoxanthopterin-6-carboxylic acid, isoxanthopterin, and a yellow fluorescent substance and final disappearance of fluorescence were recognized. On the other hand, Cyprino-pourpre B and isoxanthopterin-6-carboxylic acid in the neutral solution were transformed into isoxanthopterin under irradiation. Cyprino-pourpre A1 and isoxanthopterin were photostable and no significant change was detected except the considerable diminution of its fluorescence. By photolysis, the transformation of Fleck 2 (Ichthyopterin) into isoxanthopterin-6-carboxylic acid and of 7-hydroxybiopterin into isoxanthopterin was demonstrated by Ziegler-Günder (1956) and Tschesche and Glaser (1958) respectively. According to our experience, when the concentration used was too low, the photolytic process was not seen and its fluorescence disappeared. Nawa *et al.* (1955) result, in which the photolysis of Ichthyopterin was not confirmed, may be such a case. At any rate, the results obtained by the authors just cited seem to be fragmentary, the experimental conditions not being clearly indicated.

Acetaldehyde liberation by irradiation. The experiments in the light and in the dark were carried out simultaneously with that of periodate oxidation (Neidig and Hess 1952), which will appear in a later section. The experimental conditions were as follows: color developing tube: 1 ml of distilled water, 1 drop of 4% $CuSO_4$, 0.2 ml of p-hydroxydiphenyl (1.5% solution in 0.5% NaOH), 6 ml of conc. H_2SO_4; sample tube: 3 ml of Cyprino-pourpre A2 ($E^{1\,cm}_{342\,m\mu} = 1.50$ or 0.52) in distilled water, 15 ml of Clark and Lubs' 0.2M borate-KCl buffer (pH 8.0); light source: Tôshiba mercury vapor lamp SHL-100 UV 2; distance between lamp

and sample tube: 10 cm; duration: 60 minutes at room temperature; controls: Cyprino-pourpre A1, isoxanthopterin, Rana-chrome 1 (biopterin) (25—5 μg/ml) and filter paper extract which was extracted with hot water for 30 minutes at 80° C from the band after developing by n-propanol-1% ammonia (2:1). A deep reddish violet color produced by the reaction of the acetaldehyde liberated under irradiation with p-hydroxydiphenyl and sulfuric acid was detected only in Cyprino-pourpre A2 and Rana-chrome 1, the resulting color being the same or rather stronger comparing with that in periodate oxidation. Other substances were proved to be negative with the exception of a slight violet color production in the case of filter paper extract.

Hydrogen liberation by irradiation. The hydrogen liberation of Cyprino-pourpre A2 under irradiation was tested by using 2,3,5-triphenyltetrazolium chloride (TTC) in a Thunberg vacuum tube. The experimental procedures were as follows: main chamber; 1 ml of Cyprino-pourpre A2 ($E^{1\,cm}_{342\,m\mu} = 1.50$) in M/15 phosphate buffer pH 7.0, N/10 of HCl and NaOH, and distilled water; side chamber :1 ml of 2×10^{-3} M TTC; irradiation: 20 minutes at about 4000 Lux; control: filter paper extract, Cyprino-pourpre A1 and isoxanthopterin (25—5 μg/ml). In the case of Cyprino-pourpre A2, a red color developed intensely, especially in its alkaline solution, in the light, while faintly in the dark. The other controls were proved to be almost negative. The hydrogen liberation of Rana-chrome 1 under irradiation was demonstrated previously by the same method by HAMA, GOTO and KUSHIBIKI (1954).

Oxidation experiment. *Oxidation with MnO_2.* Following to MATSUURA, NAWA, GOTO and HIRATA (1955), a small amount of Cyprino-pourpre A2 was dissolved in 5% NaOH in a test tube and after the addition of pulverized MnO_2, the mixture was stirred and heated in the water bath for 10 minutes. The product was demonstrated by paper chromatography to be Cyprino-pourpre B (isoxanthopterin-6-carboxylic acid) as shown by other workers (NAWA *et al.* 1955; TSCHESCHE and GLASER 1958).

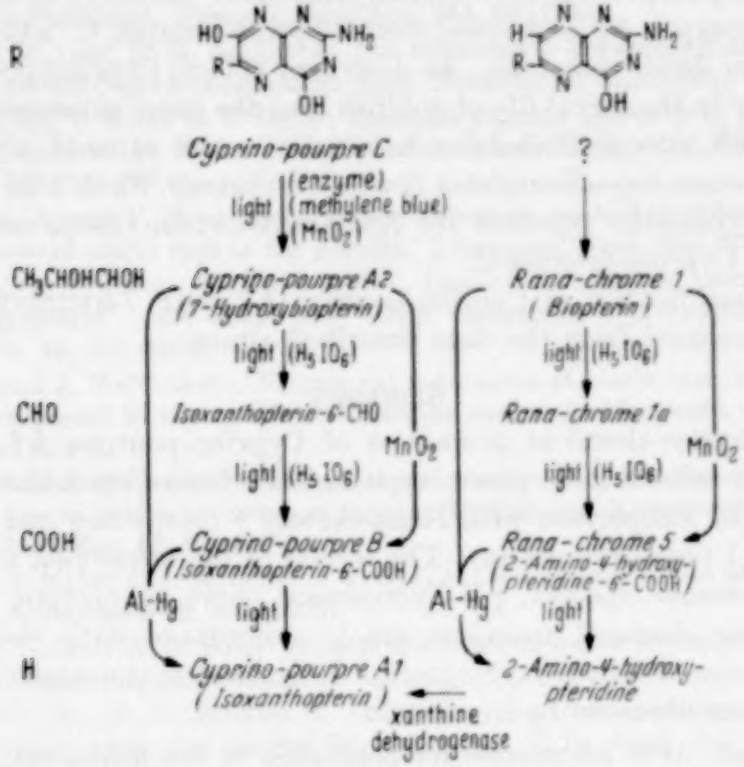
Oxidation with periodate. Acetaldehyde produced by periodate oxidation was detected by the method used by NEIDIG and HESS (1952) for the estimation of threonine (see the section of photolysis). Aliquots of threonine (sensitivity 2 μg), Cyprino-pourpre A2 and other solutions were treated with periodic acid (usually 1 ml of 5% periodic acid solution was used together with 2 ml of 0.2 N NaOH), and the acetaldehyde liberated was aerated into a solution of p-hydroxydiphenyl in sulfuric acid. A deep reddish violet color developed in Cyprino-pourpre A2 and Rana-chrome 1 solutions alone. This fact was previously demonstrated in synthetic 7-hydroxybiopterin by TSCHESCHE and GLASER (1958).

Treatment with alminium amalgam. Following MATSUURA *et al.* (1955), an amalgamated alminium wire was dipped in Cyprino-pourpre

A2 aqueous solution for 10 minutes. The product was demonstrated by paper chromatography to be isoxanthopterin as shown by them and Tschesche and Glaser (1958).

HCl treatment. Hüttel and Sprengling (1943) employed hot N HCl for the crystallization of Ichthyopterin. Following Matsuura *et al.* (1955), Cyprino-pourpre A2 was boiled in N HCl for five minutes. This remained almost unchanged as shown by them, but a small amount of

Table 6. *Diagram representing the relation between Cyprino-pourpre A2 and Rana-chrome 1*



isoxanthopterin, isoxanthopterin-6-carboxylic acid and one unknown fluorescent substance was detected and a yellow fluorescent substance was obtained by a prolonged treatment.

$Na_2S_2O_4$ treatment. The fluorescence of aqueous solution of Cyprino-pourpre A2 ($E^{1\,cm}_{342\,m\mu} = 1.60$) disappeared by the addition of five drops of 1 M $Na_2S_2O_4$, and recovered by aeration. By the addition of 2.5 ml of 1 M $Na_2S_2O_4$ to the original solution, the color of the solution became reddish brown, changing to yellow and transparent after three minutes and by aeration the solution recovered its fluorescence after three minutes.

Relation between Cyprino-pourpre A2 and Rana-chrome 1. The respective chemical reactions on Cyprino-pourpre A2 and Rana-chrome 1 which were realized by us are comparatively summarized in Table 6. Rana-chrome 1a, decomposed by Rana-chrome 1 under irradiation, was

reported to be a very unstable intermediate that hardly persisted in the development of the second dimension of paper chromatography, being transformed into Rana-chrome 5 (HAMA *et al.* 1954). On the other hand, the decomposed product from the periodate oxidation of Rana-chrome 1 was demonstrated to be 2-amino-4-hydroxy-pteridine-6-aldehyde by GOTO and HAMA (1958). The same behavior holds for Cyprino-pourpre A2. Notwithstanding the existence of the H and OH at 7 position of pterin ring of Rana-chrome 1 and Cyprino-pourpre A2 respectively, the same reactions were recognized as seen in Table 6. That is, it is expected if Cyprino-pourpre A2 is 7-hydroxybiopterin. Here, it is noted that Cyprino-pourpre A2 is derived from Cyprino-pourpre C, which will be reported in detail elsewhere. As described before, Cyprino-pourpre C is found only in the larval life of goldfish, but the same substance is found in the adult skin of *Tribolodon hakuensis* (a sort of rudd, Cyprinidae) and *Misgurnus anguillicaudatus* (loach, Cobitidae). Fleck 1 in the adult skin of Cyprinidae reported by ZIEGLER-GÜNDER (1956) corresponds almost to Cyprino-pourpre C.

The identification of Cyprino-pourpre A2 with 7-hydroxybiopterin can be concluded from the data described above.

Summary

The physico-chemical properties of Cyprino-pourpre A2, a violet fluorescent substance of pterin type isolated from Cyprinidae skin are examined in comparison with Rana-chrome 1 (biopterin) and Cyprino-pourpre A1 (isoxanthopterin). The results of the ultraviolet absorption and fluorescence spectra, pH-fluorescence curve, photolytic behavior and various chemical reactions are in accordance with the data of Ichthyopterin or 7-hydroxybiopterin. It is noted that acetaldehyde and hydrogen are liberated by irradiation.

Postscript: After submittance for publication of this manuscript, Prof. Dr. TSCHESCHE (the University of Bonn) kindly provided us with the synthetic 7-hydroxybiopterin at our request. The *Rf* values of 7-hydroxybiopterin and Cyprino-pourpre A2 were the same in the various solvents cited in the text. Details will be published elsewhere.

References

ALBERT, A., and H. C. S. WOOD: Pteridine syntheses. II. *iso*xanthopterin. J. appl. Chem. **3**, 521 (1953).

CRAMMER, J. L.: Paper chromatography of flavin nucleotides. Nature (Lond.) **161**, 349 (1948).

GOTO, T., and T. HAMA: On the yellow fluorescent substance of pterin type in amphibia, especially *Rana nigromaculata*, *Rhacophorus schlegelii var. arborea*, and "lem" type of silkworm. Zool. Mag. **66**, 92 (1957).

GOTO, T., u. T. HAMA: Über die fluoreszierenden Stoffe aus der Haut eines Frosches *Rana nigromaculata*. I. Isolierung und Eigenschaften des „Rana-chrom 1". Proc. Jap. Acad. **34**, 724 (1958).

HAMA, T., et T. GOTO: Changement des substances fluorescentes au cours du développement des amphibiens. C. R. Soc. Biol. (Paris) **149**, 859 (1955).

HAMA, T., T. GOTO and K. KUSHIBIKI: On the violet fluorescent substances isolated from the skin and scales of the carp. [Japanese.] Science (Japan) **22**, 478 (1952).

HAMA, T., T. GOTO et K. KUSHIBIKI: Sur la transformation photochimique du rana-chrome 1, substance fluorescente ptérinique de la Grenouille. C. R. Soc. Biol. (Paris) **148**, 754 (1954).

HAMA, T., J. MATSUMOTO and Y. MORI: Biological and chemical properties of Cyprino-purple C, a new pterin found in the skin of cyprinid fishes. Proc. Jap. Acad. **36**, 346 (1960).

HÜTTEL, R., u. G. SPRENGLING: Über Ichthypoterin, einen blau fluoreszierenden Stoff aus Fischhaut. Justus Liebigs Ann. **554**, 69 (1943).

KAVANAGH, F., and R. H. GOODWIN: The relationship between pH and fluorescence of several organic compounds. Arch. Biochem. **20**, 315 (1949).

KUSHIBIKI, K., T. HAMA et T. GOTO: Quelques ptérines isolées de la peau ou des écailles de la carpe et leur transformation photochimique. C. R. Soc. Biol. (Paris) **148**, 759 (1954).

MATSUMOTO, J., and Y. MORI: Quantitative estimation method of violet fluorescent substances of pterin type in the goldfish. [Japanese.] Zool. Mag. **67**, 17 (1958).

MATSUURA, S., S. NAWA, M. GOTO and Y. HIRATA: Studies on pteridines VII. "Ichthyopterin", its nonidentity with isoxanthopteryl-6-acetic acid. J. Biochem. **42**, 419 (1955).

MORI, Y., and J. MATSUMOTO: Fluorescent substances of pterin type in the course of development in the goldfish *(Carassius auratus)*. [Japanese.] Zool. Mag. **65**, 128 (1956).

MORI, Y., and J. MATSUMOTO: Biological and chemical significance of fluorescent substances in goldfish, *Carassius auratus* (Ryûkin and Kurodémékin). [Japanese.] Zool. Mag. **66**, 92 (1957).

NAWA, S., S. MATSUURA, M. GOTO et Y. HIRATA: Remarques sur les ptérines naturelles. J. Biochem. **42**, 359 (1955).

NEIDIG, B. A., and W. C. HESS: Simultaneous estimation of threonine and serine. Analyt. Chem. **24**, 1627 (1952).

POLONOVSKI, M., R. G. BUSNEL et M. PESSON: La fluorescyanine, pigment à fluorescence bleue des écailles de cyprinides. C. R. Acad. Sci. (Paris) **217**, 163 (1943).

TSCHESCHE, R., u. A. GLASER: Synthesen des 7-Hydroxy-biopterins und über seine Beziehungen zum Ichthyopterin. Chem. Ber. **91**, 2081 (1958).

TSCHESCHE, R., u. F. KORTE: Über Pteridine, V. Mitt. Die Konstitution des Ichthyopterins. Chem. Ber. **84**, 801 (1951).

TSCHESCHE, R., u. F. KORTE: Die Konstitution des Fluorescyanines. Angew. Chem. **65**, 600 (1955).

ZIEGLER-GÜNDER, I.: Untersuchungen über die Purin- und Pterin-Pigmente in der Haut und in den Augen der Weißfische. Z. vergl. Physiol. **39**, 163 (1956).

ZIEGLER-GÜNDER, I., u. E. HADORN: Manifestation rezessiver Augenfarb-Gene im Pterin-Inventar heterozygoter Genotypen von *Drosophila melanogaster*. Z. Vererb.-Lehre **89**, 235 (1958).

Prof. YASUMASA MORI, Assistant JIRO MATSUMOTO, Prof. Dr. TADAO HAMA, Biological Laboratory, Keio University, Yokohama-Hiyoshi, Kôhoku-ku, (Japan)

Zeitschrift für vergleichende Physiologie 43, 544—566 (1960)

Aus dem Max-Planck-Institut für Verhaltensphysiologie, Wilhelmshaven
und Erling-Andechs

VERSUCHE ZUR ANALYSE DER TAGESPERIODIK

I. DER EINFLUSS DER LICHTINTENSITÄT*

Von

KLAUS HOFFMANN

Mit 16 Textabbildungen

(Eingegangen am 17. Mai 1960)

Inhalt

Seite

A. Einleitung 544
B. Versuche an Eidechsen 545
I. Material und Methodik 545
II. Allgemeines 549
III. Der Einfluß der Beleuchtungsstärke 555
C. Versuche mit Vögeln 557
I. Material und Methodik 557
II. Versuche 557
D. Besprechung 562
Summary 564
Literatur 565

A. Einleitung

Zahlreiche Lebensprozesse zeigen auch in konstanter Umwelt eine deutliche Tagesperiodik. Die dabei auftretenden Abweichungen von einer Frequenz von genau 1/die beweisen, daß die Periodik nicht etwa unbekannten Außenfaktoren folgt, sondern Ausdruck einer endogenen Periodizität ist (vgl. ASCHOFF 1951, 1954, ASCHOFF u. MEYER-LOHMANN 1954, BÜNNING 1932, 1935, 1958, HOFFMANN 1955, 1959b, PITTENDRIGH 1954, 1956). Über die Natur des Mechanismus, der diese Periodik verursacht, ist noch wenig bekannt. Einer der möglichen Wege zu seiner Analyse sind Versuche über den Einfluß verschiedener konstanter Umweltbedingungen (vgl. ASCHOFF 1959b).

In dieser Mitteilung wird über den Einfluß der Beleuchtungsstärke auf Frequenz und Amplitude der Tagesperiodik bei Eidechsen berichtet. Eine allgemeine Beschreibung von Form und Variabilität der Periodik ist vorangestellt. Als Indikator diente die lokomotorische Aktivität. Ergänzend werden auch Versuche an Vögeln mitgeteilt. Ähnliche Untersuchungen liegen bisher bei *Peromyscus* (JOHNSON 1939) und bei Hausmäusen und Buchfinken (ASCHOFF 1959a, b) vor.

* Mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft.

B. Versuche mit Eidechsen

1. Material und Methodik

a) Allgemeines. Als Versuchstiere dienten durchweg ♂♂ der Ruineneidechse (*Lacerta sicula* RAFINESQUE), die sich im Terrarium sehr gut halten ließen, und die in einem weiten Temperaturbereich brauchbare Aufzeichnungen lieferten (s. HOFFMANN 1957a, 1960). Die Tiere stammten teils aus eigenen Zuchten, teils wurden sie vom Tierhandel bezogen. Nur gesunde und kräftige Tiere wurden verwendet.

Die durch die Aktivität der Tiere ausgelösten Bewegungen der in Spitzen aufgehängten Registrierkäfige (Schema s. Abb. 1) wurden mechanisch auf eine in 36 Std einmal umlaufende Rußtrommel übertragen (s. Abb. 2). Die längliche Käfigform wurde gewählt, um die Tiere zu zwingen, in der Längsrichtung des Käfigs zu laufen. Damit verringerte sich der Fehler, der dadurch entsteht, daß in der Nähe der Achse die gleiche Bewegung einen kleineren Ausschlag ergibt als in den äußeren Teilen. Da es mir vor allem auf die Länge der Gesamtperiode (Aktivitätszeit + Ruhezeit) und auf die zeitliche Lage des Maximums der Aktivität ankam, konnte ich diesen Fehler vernachlässigen. Zudem laufen die Tiere in der Zeit der Hauptaktivität meist im ganzen Käfig hin und her, wie man aus den Aktogrammen erkennen kann (s. Abb. 3, 5, 8, 10, 11 und 13). Die Behälter für Futter und Wasser waren in der Mitte des Käfigs montiert, so daß hauptsächlich die reine Laufaktivität im Aktogramm in Erscheinung trat (s. Abb. 1). Die Registriertrommeln wurden unregelmäßig gewechselt. Futter (Mehlwürmer) und Wasser standen den Tieren ständig zur Verfügung und wurden alle 3—5 Tage ergänzt. Ein Einfluß der dazu nötigen Manipulation auf die Periodik wurde nie beobachtet.

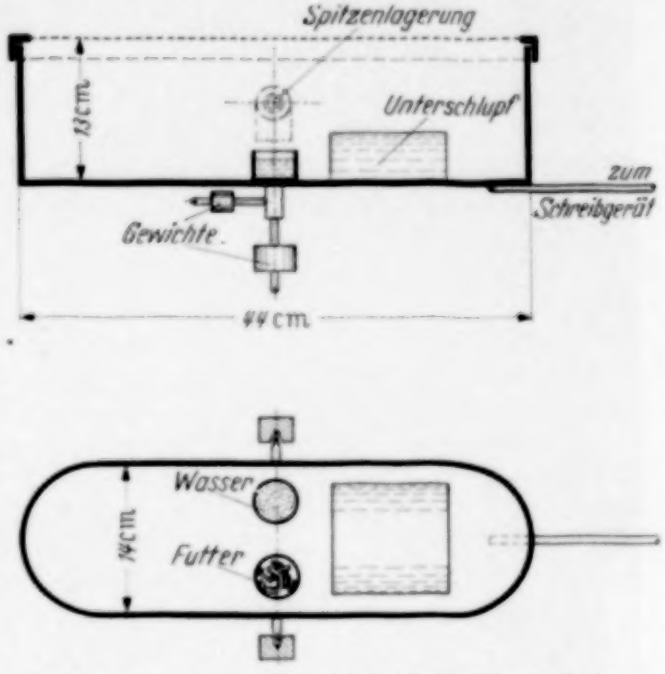


Abb. 1. Schema der Registrierkäfige für Eidechsen. Der Käfig ist innen weiß gestrichen und mit einem Unterschlupf aus weißem Karton versehen. Der Deckel ist mit Fliegengaze bespannt. Die verstellbaren Gewichte unter dem Käfig dienen zur Einstellung etwa gleich großer Ausschläge auch bei unterschiedlich großen Tieren

Jeweils 4 Registrierkäfige waren zusammengefaßt (Abb. 2). Die Apparatur stand in einer lichtdichten, schwarz ausgekleideten Dunkelkammer. Die Temperatur wurde durch eine in der anderen Ecke des Raumes stehende elektrische Heizung über einen Temperaturschalter reguliert und durch einen Thermographen ständig kontrolliert. Sie wurde bei allen Versuchen über den Einfluß der Lichtintensität auf 25 ± 1° C konstant gehalten. Bei gelegentlich auftretenden Störungen konnte sie auch bis zu 2° von 25° abweichen. Versuche, bei denen stärkere Temperaturabweichungen auftraten, wurden verworfen. Zwischen den Einzelkäfigen differierte die Temperatur um höchstens 0,3° C. Die relative Luftfeuchte betrug 40—50%.

Die Versuchsapparatur wurde von 4 mattierten Birnen durch eine Mattglasscheibe beleuchtet (Abb. 2). Durch Variieren der Entfernung der gesamten Beleuchtungseinrichtung und durch Wechsel der Glühbirnen (10, 25 oder 100 Watt) konnten verschiedene Beleuchtungsintensitäten eingestellt werden. Die Beleuchtungsstärke wurde im Versuchskäfig gemessen, der Verlust durch den Deckel ist dabei berücksichtigt. Verwendet wurde ein Luxmeter der Fa. Dr. B. Lange, Berlin, mit Zelle S 50 und einem auf Lux geeichten Beleuchtungsmesser, Modell II, der einen Meßbereich von 0—100 bzw. 0—1000 Lx aufwies. (Es sei allerdings erwähnt, daß Vergleichsmessungen mit einem Luxmeter Tavolux 2 der Fa. Metrawatt, Nürnberg, rund 10% höhere Werte ergaben.) Für geringe Intensitäten wurde ein Multiflexgalvanometer Mg 0 der gleichen Firma verwandt, das empfindlicher als der Beleuchtungsmesser ansprach. Die Luxwerte wurden dabei durch lineare Extrapolation gewonnen. Die Beleuchtungsintensitäten wurden jeweils am Anfang und am Schluß des Versuches gemessen. Durch die bei längerer Brenndauer der Birnen nachlassende Lichtausbeute und durch Spannungsschwankungen sind die angegebenen mittleren Werte der Beleuchtungsintensitäten mit einem Fehler von maximal ± 20% behaftet.

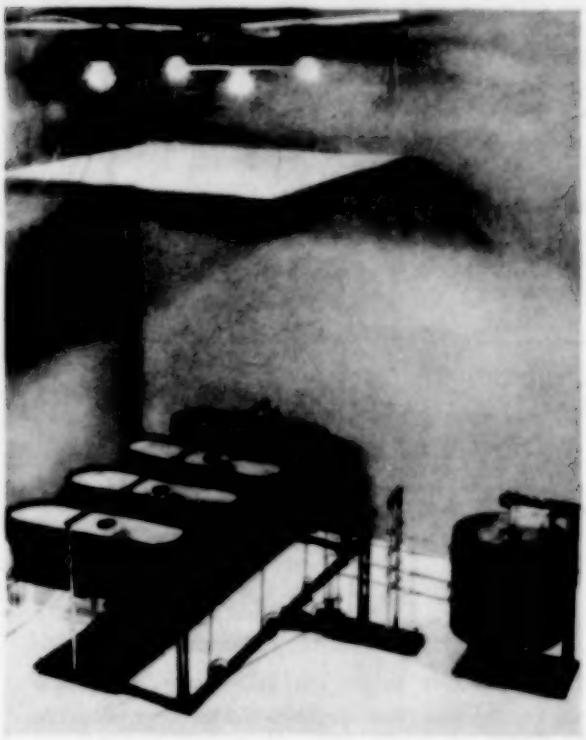


Abb. 2. Photo der gesamten Versuchsanordnung. Der Hintergrund war während des Versuchs schwarz und ist nur für die Aufnahme hell ausgekleidet

Durch die Beleuchtung wurde auch strahlende Wärme übertragen. Der Unterschied der Temperatur eines bestrahlten Körpers in der höchsten und in der niedrigsten Beleuchtungsintensität — gemessen mit einem geschwärzten Thermometer in den Registrierkäfigen — war kleiner als 3° C. Ein so geringer Temperaturunterschied dürfte kaum einen Einfluß haben, zumal die Aktivitätsperiodik zwischen 25 und 35° C von der Temperatur unabhängig ist (HOFFMANN 1957a, 1960).

Sämtliche Versuche wurden bei konstanter Temperatur und Dauerlicht gleicher Intensität durchgeführt. Von Versuch zu Versuch wurde dann die Beleuchtungsintensität variiert. Außerhalb der Versuche lebten die Eidechsen in dem normalen Tag-Nacht-Wechsel ausgesetzten Terrarien, die tagsüber noch zusätzlich beleuchtet und beheizt wurden. Den hier geschilderten Befunden über den Einfluß der Beleuchtungsintensität liegen 2633 ausgewertete Perioden zugrunde, die in 100 Versuchen an insgesamt 60 Individuen gewonnen wurden. Für die allgemeinen Betrachtungen wurden zusätzlich noch insgesamt 41 Versuche aus 35° oder 16° C mit zusammen 987 ausgewerteten Perioden mitberücksichtigt. Die Versuche wurden in den Jahren 1956—1959 durchgeführt.

b) Auswertung. Die so gewonnenen Aktogramme lassen den Wechsel von Aktivitätszeit und Ruhezeit fast immer gut erkennen (vgl. Abb. 3, 5, 8, 10, 11 und

13). Um sie auch quantitativ vergleichen zu können, wurden in jedem Fall von 5 voneinander unabhängigen Beurteilern[1] der Verlauf der Periodik und die Lage der „Schwerpunkte" der Aktivität geschätzt. Die 5 Schätzungen wurden zu einem

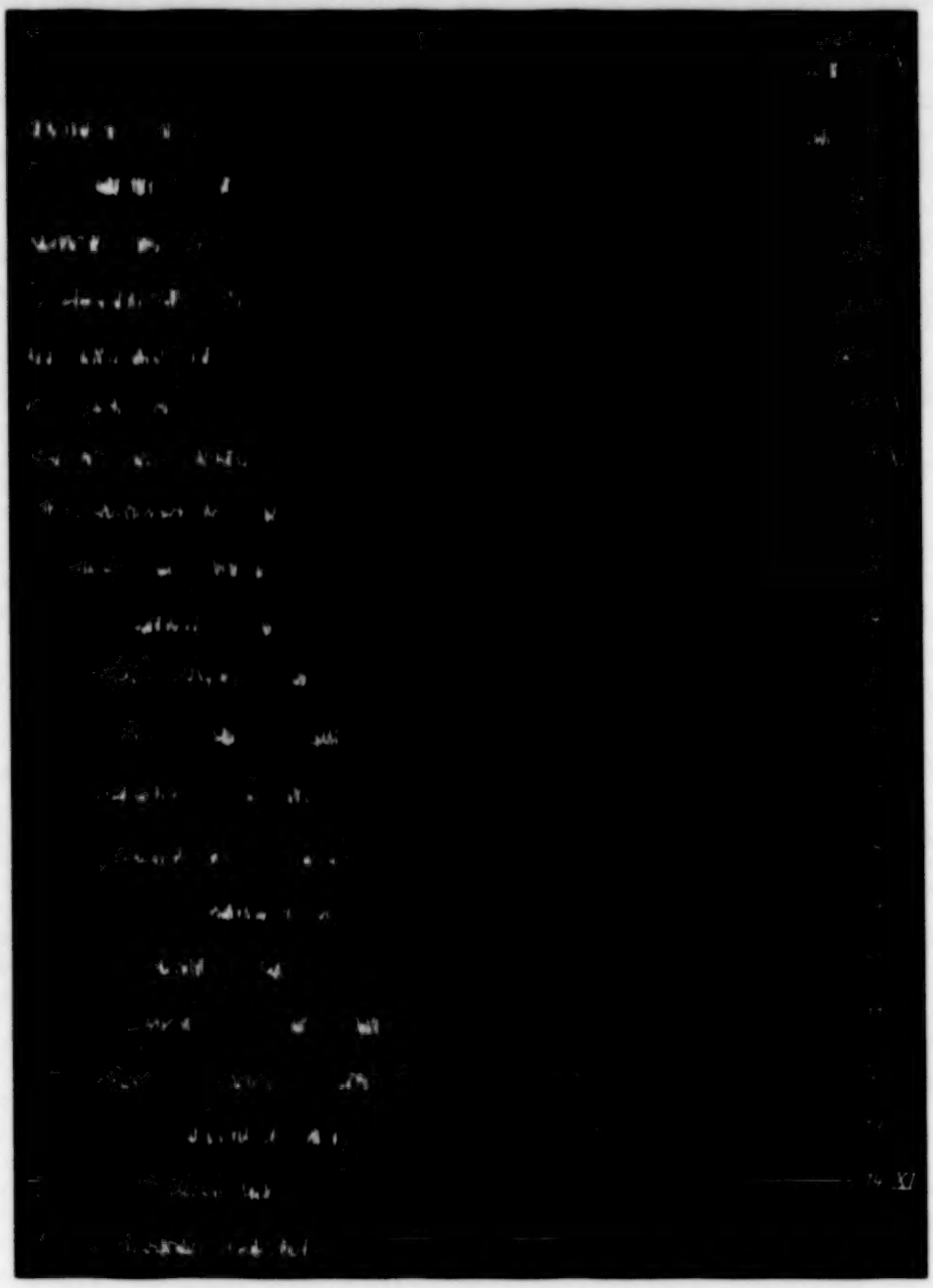


Abb. 3. Aktogramm einer Eidechse (S 27), deren Laufaktivität in 25° C bei Dauerlicht von 420 Lx registriert wurde. Die Registrierstreifen sind fortlaufend von oben nach unten so aneinandergeklebt, daß gleiche Uhrzeiten untereinanderliegen

[1] Den Damen L. Dinnendahl, Dr. H. Maschlanka, H. Schrader und Dr. U. v. St. Paul und den Herren Dr. H. Remmert und Dr. H. G. Wallraff danke ich für ihre Hilfe bei der Auswertung.

Mittelwert zusammengefaßt. Die Beurteiler bestimmten nicht mehr wie früher (HOFFMANN 1955, 1957b, 1959b) den Mittelpunkt jeder einzelnen Aktivitätsphase, sondern zeichneten in einem geschlossenen Kurvenzug den Verlauf der Periodik, beurteilt nach der Mitte der Aktivitätsmaxima, über das gesamte Aktogramm nach. Kleinere Unregelmäßigkeiten wurden dadurch schon bei der Auswertung ausgeglichen. Dieses Verfahren vereinfachte die Auswertung des großen Materials.

Ein Beispiel möge die Methode erläutern. Abb. 3 gibt das Aktogramm einer Eidechse

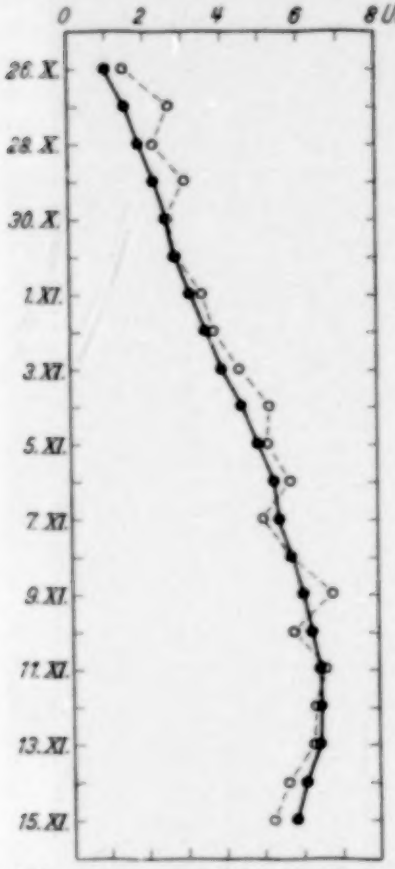


Abb. 4. Auswertebeispiel für das in Abb. 3 wiedergegebene Aktogramm. ○ Mittelwert der 5 Schätzungen, wenn jede Aktivitätsphase unabhängig beurteilt wird (s. Tabelle 1). ● Mittelwert der Schätzungen, wenn der Verlauf der Periodik durch einen geschlossenen Kurvenzug wiedergegeben wird (s. Tabelle 2). Näheres im Text

Tabelle 1. *Schätzung der Aktivitätsschwerpunkte des in Abb. 3 wiedergegebenen Aktogramms.*

Jede Aktivitätsphase wurde unabhängig beurteilt.

Datum	Lage des Aktivitätsschwerpunktes (Uhrzeit)						
	Nach Schätzung der Beurteiler					$\bar{t}$	$s_{\bar{t}}$ (min)
	H	D	W	S	M		
26. 10.	1^{15}	2^{45}	0^{30}	1^{30}	1^{15}	1^{27}	22
27. 10.	2^{30}	1^{45}	2^{30}	3^{45}	2^{45}	2^{39}	19
28. 10.	2^{00}	3^{15}	1^{45}	2^{00}	2^{15}	2^{15}	16
29. 10.	3^{15}	2^{45}	2^{45}	3^{30}	3^{00}	3^{03}	9
30. 10.	2^{45}	2^{15}	2^{30}	2^{45}	2^{45}	2^{36}	6
31. 10.	3^{00}	3^{00}	2^{15}	2^{30}	2^{45}	2^{42}	9
1. 11.	3^{30}	3^{30}	3^{30}	3^{15}	3^{30}	3^{27}	3
2. 11.	3^{30}	4^{15}	3^{30}	3^{45}	3^{45}	3^{45}	8
3. 11.	4^{00}	5^{15}	4^{15}	4^{15}	4^{15}	4^{24}	13
4. 11.	5^{30}	5^{30}	5^{00}	5^{00}	5^{00}	5^{12}	7
5. 11.	5^{00}	5^{45}	5^{00}	4^{45}	5^{15}	5^{09}	10
6. 11.	6^{15}	5^{00}	5^{45}	5^{30}	6^{00}	5^{42}	13
7. 11.	5^{15}	4^{45}	5^{00}	4^{30}	5^{30}	5^{00}	11
8. 11.	5^{30}	7^{15}	5^{30}	4^{45}	5^{30}	5^{42}	25
9. 11.	7^{30}	5^{30}	6^{45}	7^{00}	7^{00}	6^{45}	20
10. 11.	5^{45}	7^{00}	5^{15}	5^{15}	5^{30}	5^{45}	20
11. 11.	6^{45}	6^{15}	7^{00}	6^{00}	6^{45}	6^{33}	11
12. 11.	6^{15}	6^{30}	6^{00}	6^{30}	6^{30}	6^{21}	6
13. 11.	6^{15}	5^{45}	6^{30}	6^{15}	6^{30}	6^{15}	8
14. 11.	5^{45}	5^{15}	5^{45}	5^{30}	5^{45}	5^{36}	6
15. 11.	5^{15}	4^{45}	5^{15}	5^{00}	5^{45}	5^{12}	10

wieder. Abb. 4 stellt die Ergebnisse der beiden Auswerteverfahren dieses Aktogramms einander gegenüber. Man erkennt, daß die vereinfachte Auswertung vor allem die zufälligen Schwankungen des Aktivitätsmusters von Tag zu Tag ausgleicht. Im Gesamtverlauf stimmen beide Kurven recht gut überein. Die Originalwerte der Einzelauswertungen sind für beide Methoden in Tabelle 1 und 2 angegeben. Es sei betont, daß es sich hier um ein ausgesucht unregelmäßiges Aktogramm handelt. Die Abweichung der durch die beiden Methoden gewonnenen Kurvenzüge war bei anderen untersuchten Beispielen weit geringer.

Aus jedem so ausgewerteten Aktogramm wurde die mittlere Periodenlänge bestimmt. Der mittlere Fehler des Mittelwertes, der sich durch die etwas abweichenden Werte der Beurteiler ergibt, war nie größer als 3 min, in vielen Fällen lag er

unter 1 min. Dieser geringe Fehler wurde für die weitere Berechnung vernachlässigt. Jeder Versuch bestand aus 4—85, im Mittel aus 27 ausgewerteten Perioden. Beim Vergleich der Periodenlänge bei verschiedenen Beleuchtungsstärken wurde jeder Versuch unabhängig von seiner Länge als statistische Einheit behandelt. Eine Berücksichtigung der einzelnen Periodenlängen wäre nicht statthaft gewesen, da ein Tier unter konstanten Bedingungen die einmal eingestellte Frequenz über längere Zeiträume mehr oder weniger beibehält (s. S. 552), es sich also nicht um unabhängige Veränderliche handelt.

II. Allgemeines

In fast allen Fällen zeigten die Eidechsen in den konstanten Bedingungen einen deutlichen etwa tagesperiodischen Wechsel von Aktivität und Ruhe (s. Abb. 3, 5, 8, 10, 11, und 13). Die Periodenlänge betrug allerdings kaum jemals genau 24 Std, sondern wich meist mehr oder weniger stark von der Länge des Naturtages ab. Auch bei Tieren, deren Laufaktivität zur gleichen Zeit im gleichen Versuch unter völlig gleichen Bedingungen aufgezeichnet wurden, konnten sich recht drastische Unterschiede ergeben.

Tabelle 2. *Schätzung der Aktivitätsschwerpunkte des in Abb. 3 wiedergegebenen Aktogramms*

Der Verlauf der Periodik wurde von den Beurteilern durch einen geschlossenen Kurvenzug wiedergegeben (s. Text).

Datum	Lage des Aktivitätsschwerpunktes (Uhrzeit)						
	Nach Schätzung der Beurteiler					$\bar{x}$	$s_{\bar{x}}$ (min)
	H	S	W	M	D		
26. 10.	1^{05}	1^{00}	0^{50}	1^{15}	0^{50}	1^{00}	5
27. 10.	1^{25}	1^{35}	1^{20}	1^{50}	1^{20}	1^{30}	6
28. 10.	1^{40}	2^{00}	1^{45}	2^{05}	1^{45}	1^{51}	5
29. 10.	1^{55}	2^{30}	2^{00}	2^{35}	2^{15}	2^{15}	8
30. 10.	2^{15}	2^{50}	2^{15}	2^{40}	2^{40}	2^{32}	7
31. 10.	2^{35}	3^{00}	2^{40}	2^{25}	3^{00}	2^{44}	7
1. 11.	2^{55}	3^{10}	3^{00}	3^{15}	3^{20}	3^{08}	5
2. 11.	3^{15}	3^{30}	3^{15}	3^{55}	3^{40}	3^{31}	8
3. 11.	3^{40}	4^{00}	3^{45}	4^{15}	4^{05}	3^{57}	6
4. 11.	4^{00}	4^{35}	4^{10}	5^{00}	4^{35}	4^{28}	11
5. 11.	4^{25}	5^{10}	4^{35}	5^{10}	5^{00}	4^{52}	9
6. 11.	4^{50}	5^{30}	5^{00}	5^{45}	5^{20}	5^{17}	10
7. 11.	5^{05}	5^{50}	5^{15}	5^{30}	5^{40}	5^{28}	8
8. 11.	5^{35}	6^{10}	5^{30}	5^{35}	6^{00}	5^{46}	8
9. 11.	5^{50}	6^{15}	5^{40}	5^{55}	6^{15}	5^{59}	7
10. 11.	6^{00}	6^{25}	5^{55}	6^{10}	6^{30}	6^{12}	7
11. 11.	6^{05}	6^{30}	6^{10}	6^{45}	6^{40}	6^{26}	8
12. 11.	6^{10}	6^{25}	6^{15}	6^{45}	6^{35}	6^{28}	6
13. 11.	6^{15}	6^{15}	6^{10}	6^{30}	6^{35}	6^{21}	5
14. 11.	6^{20}	5^{50}	5^{55}	5^{45}	6^{20}	6^{02}	8
15. 11.	6^{15}	5^{40}	5^{25}	5^{30}	6^{00}	5^{46}	9

Abb. 5 gibt hierfür 2 Aktogrammbeispiele. Die beiden Tiere sind anfänglich etwa zur gleichen Tageszeit aktiv (die Schwerpunkte der Aktivität liegen am 17. 2. bei 11^{23} bzw. 12^{28} Uhr); ihre Periodik war durch den vorhergehenden Aufenthalt im normalen Tag-Nacht-Wechsel synchronisiert. Schon nach 8 Tagen aber ist die durch die individuell verschiedene Frequenz verursachte Phasenverschiebung so groß, daß der „physiologische Tag" des einen Tieres in die „physiologische Nacht" des anderen Tieres fällt. Abb. 6 gibt als weiteres Beispiel den Verlauf der Periodik von 4 Tieren wieder, deren Aktivität in einer der in Abb. 2 gezeigten Anordnungen gleichzeitig nebeneinander registriert wurde. Auch hier waren die Tiere beim Einsetzen in den Versuch durch die Außenbedingungen gut synchronisiert. Ohne den regulierenden Einfluß des

Abb. 5. Aktivitätsaufzeichnungen bei 2 Eidechsen (links S 43, rechts S 47) zur gleichen Zeit im gleichen Versuch unter den gleichen Bedingungen (25° C, 5,5 Lx). Die Fehlstellen ergeben sich aus Zeiten, in denen der Versuch weiterlief, die Aktivität aber nicht registriert wurde. Sonstiges s. Abb. 3

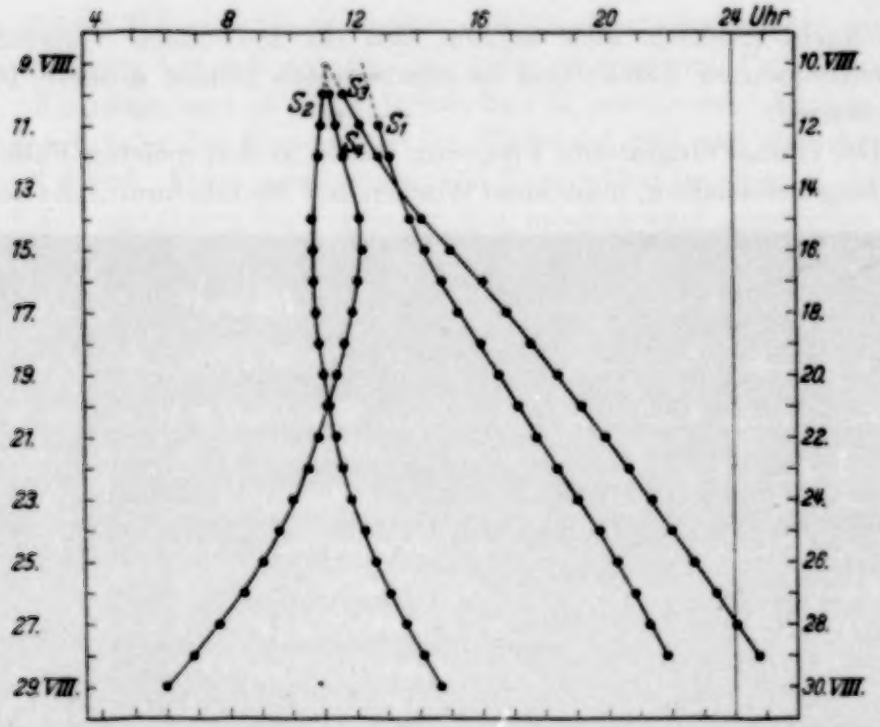


Abb. 6. Diagramm der Periodik von 4 Tieren, deren Aktivität zur gleichen Zeit unter den gleichen Bedingungen aufgezeichnet wurde (25° C, 60 Lx). Die gestrichelten Linien führen die Kurven zurück bis zum Tag des Einsetzens in den Versuch (9. 8. 56). Zeichenerklärung s. Abb. 4

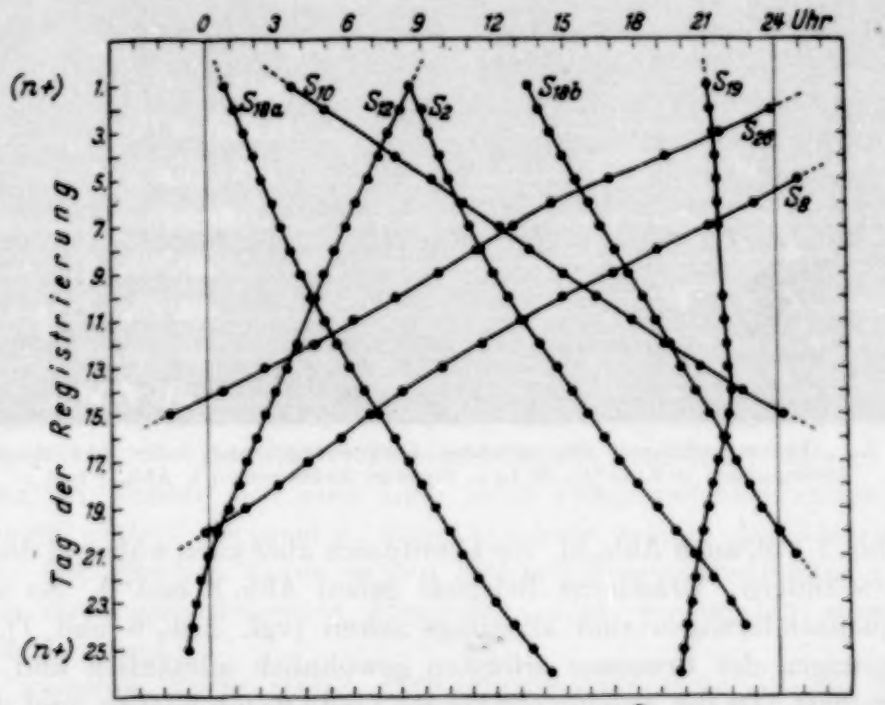


Abb. 7. Typische Beispiele für den Verlauf der Periodik. Es werden Ausschnitte aus 8 Versuchen gezeigt, die zu verschiedenen Zeiten und unter verschiedenen Bedingungen stattfanden (S 10, S 18a, S 18b und S 19 bei 25° C und 60 Lx; S 26 bei 25° C und 420 Lx; S 2, S 8 und S 12 bei 35° C und 60 Lx). Die gestrichelten Teile der Kurven deuten an, daß der Versuch schon vorher begonnen hatte bzw. weiterlief. Sonstiges s. Abb. 4

Tag-Nacht-Wechsels aber setzten sich die individuell verschiedenen Eigenfrequenzen durch, und es ergaben sich immer größere Phasendifferenzen.

Die einmal eingestellte Frequenz wurde in den meisten Fällen eine Zeitlang beibehalten, manchmal Wochen und Monate hindurch (Beispiele

Abb. 8. Aktogrammbeispiel für spontane Frequenzänderung unter gleichbleibenden Bedingungen (S 9, 35° C, 60 Lx). Sonstige Erklärungen s. Abb. 3 und 5

in Abb. 7, vgl. auch Abb. 5). Sie konnte sich aber auch während des Versuches ändern. Drastische Beispiele geben Abb. 8 und 9. So starke Frequenzänderungen sind allerdings selten (vgl. Abb. 6 und 7). Die Änderungen der Frequenz erfolgten gewöhnlich allmählich und nicht sprunghaft. Da die Außenbedingungen völlig gleich blieben, und da zudem Frequenzänderungen bei Tieren im gleichen Versuch zu ganz verschiedenen Zeiten auftraten, muß man annehmen, daß sie durch innere physiologische Veränderungen bewirkt sind.

Die gleiche Eidechse konnte auch, nach Wochen oder Monaten wieder in den gleichen Versuch gesetzt, nunmehr eine andere Periodenlänge zeigen. Bei insgesamt 29 Doppelversuchen in jeweils den gleichen Bedingungen betrug der Unterschied im Mittel 0,5 Std und erreichte im Extrem 1,6 Std. Diese intraindividuelle Variabilität ist so groß, daß es nur an Hand umfangreicher Versuchsreihen möglich wäre, genetische Verschiedenheiten aufzuzeigen (vgl. auch S. 555).

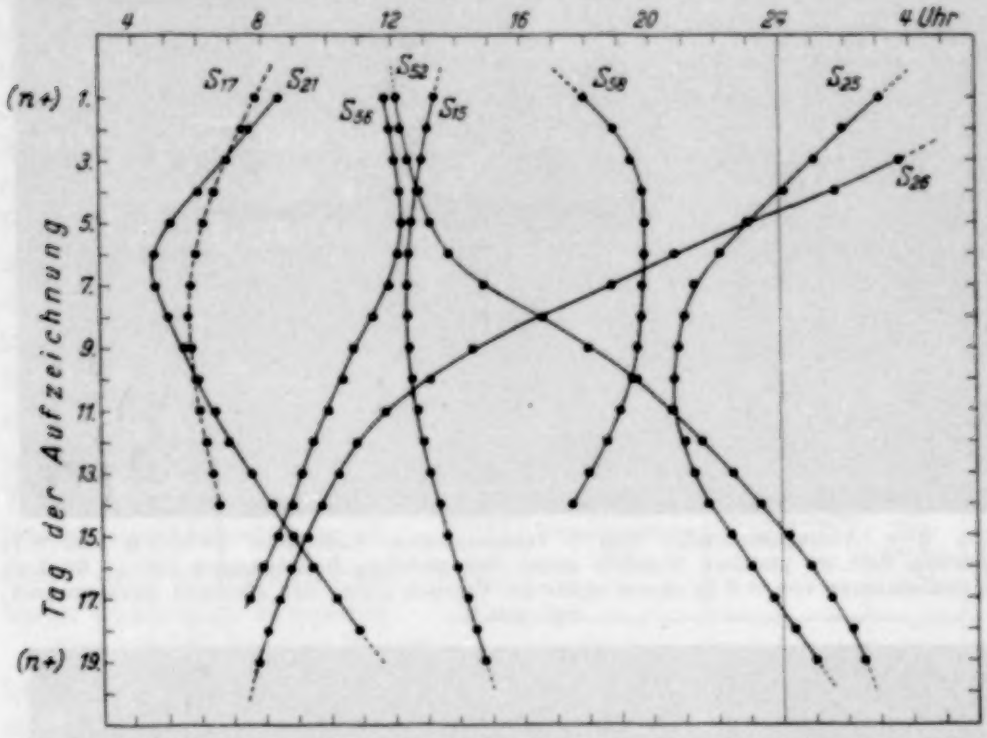


Abb. 9. Beispiele für spontane Frequenzänderungen bei gleichbleibenden Außenbedingungen (S 56 bei 16° C und 60 Lx; S 52 und S 58 bei 25° C und 5,5 Lx; S 15 bei 25° C und 60 Lx; S 25 und 26 bei 25° C und 420 Lx; S 17 und S 21 bei 35° C und 60 Lx). Ausschnitte aus 8 Versuchen (vgl. Abb. 7)

Nicht nur die Frequenz der Periodik, sondern auch die Länge der Aktivitätszeit und das Aktivitätsmuster zeigten eine gewisse individuelle Variabilität selbst unter identischen Versuchsbedingungen (Abb. 10, vgl. auch Abb. 5). Das Aktivitätsmuster wurde gewöhnlich längere Zeit beibehalten, konnte sich aber auch unter völlig gleichbleibenden Bedingungen ändern (Beispiel s. Abb. 11). Auch konnte das Aktivitätsmuster des gleichen Tieres in den gleichen Versuchsbedingungen bei zeitlich auseinanderliegenden Versuchen recht verschieden aussehen (s. Abb. 10 b und d).

In manchen Fällen traten Auflösungserscheinungen auf; die Tiere waren fast ständig aktiv (s. Abb. 10 b), oder die Aktivität war unregelmäßig über den ganzen Tag verteilt und eine Periodik nicht mehr festzustellen (s. Abb. 11 b). Solche Fälle waren allerdings selten, zudem

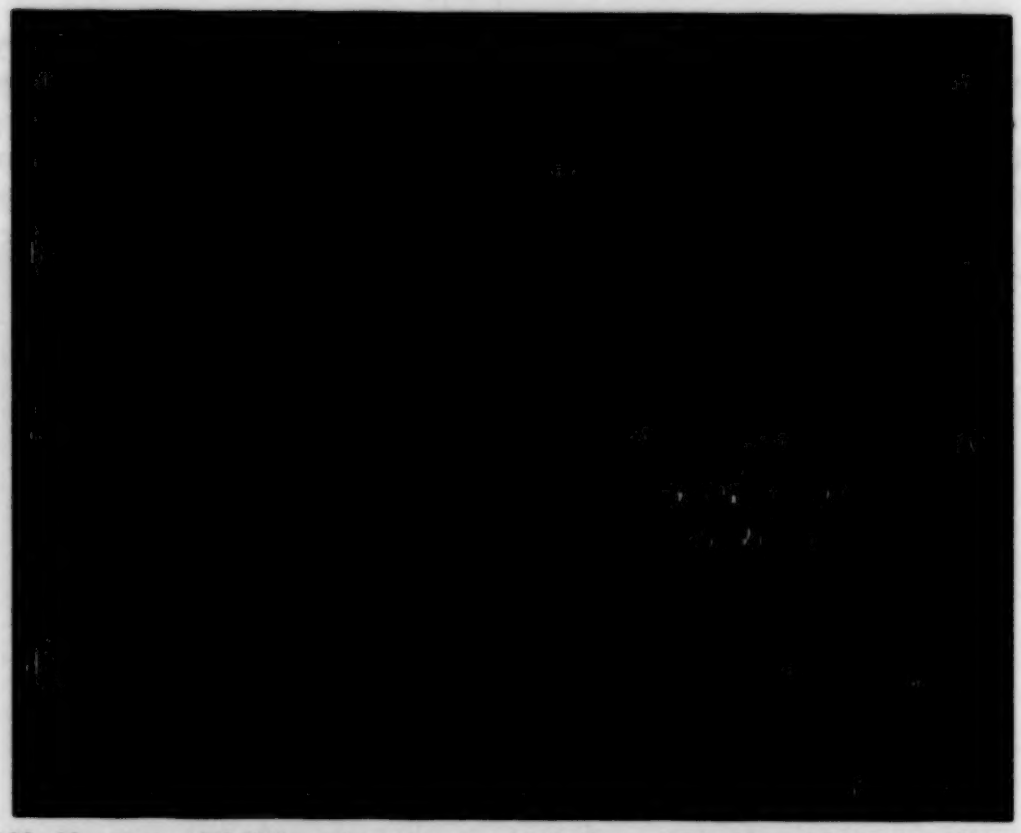


Abb. 10. a–c Aktivitätsmuster von 3 verschiedenen Eidechsen (S 5, S 6 und S 7) zur gleichen Zeit im gleichen Versuch unter den gleichen Bedingungen (25° C, 60 Lx). d Aktivitätsmuster von S 6 in einem späteren Versuch unter den gleichen Bedingungen; vgl. mit b

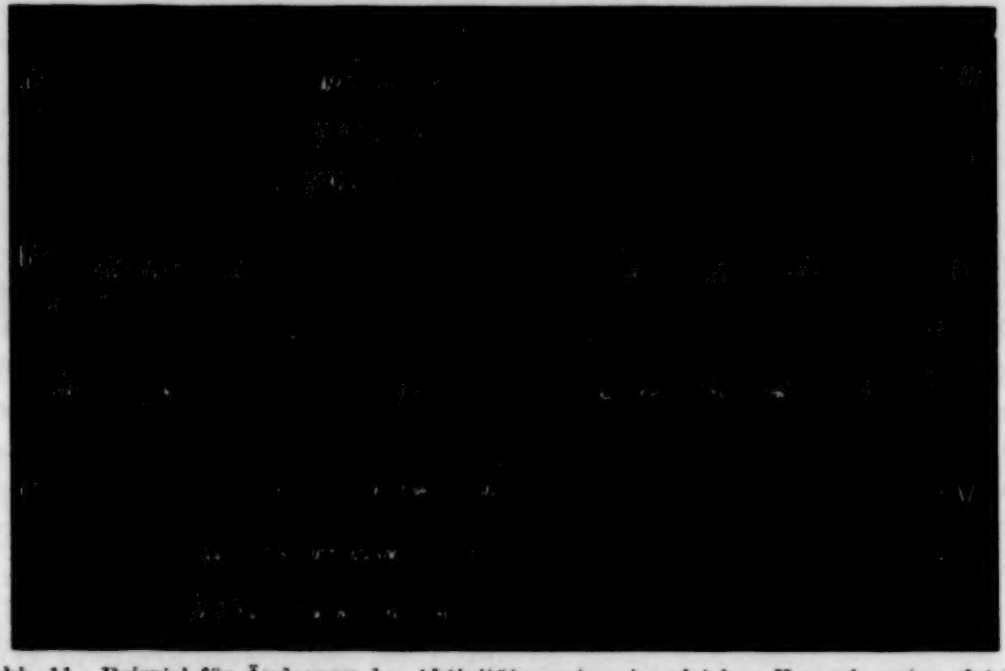


Abb. 11. Beispiel für Änderung des Aktivitätsmusters im gleichen Versuch unter gleichbleibenden Außenbedingungen (S 26 in 25° C und 420 Lx). Die Teilstücke a—c sind Ausschnitte aus einem ununterbrochen fortlaufenden Versuch

konnte sich dann nach einiger Zeit wieder eine gut ausgeprägte Tagesperiodik herausbilden (s. Abb. 11 b und c). Meist aber hielten die Tiere recht gut abgesetzte Aktivitäts- und Ruhezeiten ein.

III. Der Einfluß der Beleuchtungsstärke

Trotz der großen inter- und intraindividuellen Variabilität läßt sich ein deutlicher Einfluß der Lichtintensität auf die Frequenz der Periodik klar erkennen. Vergleicht man alle bei 25° C registrierten Periodenlängen, so ergeben sich in Abhängigkeit von der Beleuchtungsstärke gesetzmäßige Unterschiede: Mit steigender Beleuchtungsintensität nimmt die Periodenlänge ab (s. Tabelle 3). Die Unterschiede sind gering, aber signifikant. Dabei bleibt der Streuungsbereich der einzelnen Werte erhalten, er wird aber in voraussagbarer Weise verschoben. Die Beleuchtungsintensität modifiziert die von inneren Faktoren abhängige Frequenz.

Tabelle 3. *Abhängigkeit der Periodenlänge von der Beleuchtungsintensität*

Mittelwerte aus Versuchen mit Ruineneidechsen in Dauerlicht bei 25° C. Statistik: 5,5 Lx : 60 Lx, $p \approx 0{,}02$; 5,5 Lx : 420 Lx, $p \ll 0{,}0001$; 60 Lx : 420 Lx, $p \ll 0{,}0001$. Statistische Einheit ist die aus 4—85, im Mittel aus 27 Perioden bestimmte mittlere Periodenlänge des Einzelversuchs (s. S. 548 u. 549).

Beleuchtungsintensität (Lux)	mittlere Periodenlänge (Std)	Extremwerte (Std)	Zahl der Versuche (n)	Gesamtzahl der ausgewerteten Perioden
5,5	24,67 ± 0,13	23,4—26,9	32	1147
60	24,32 ± 0,07	23,1—25,5	35	706
420	23,49 ± 0,10	22,0—24,5	33	780

Der Einfluß der Beleuchtungsintensität läßt sich auch am Einzeltier klar erkennen. In allen Fällen, in denen die Aktivität eines Tieres in mehr als einer Lichtintensität registriert wurde, liegen die Werte bei höheren Beleuchtungsstärken niedriger als bei geringeren Intensitäten (Abb. 12). Die vom Licht verursachte Modifikation der Periodenlänge war also größer als die intraindividuelle Variation.

Auf einen charakteristischen Fall sei hier noch besonders hingewiesen. Ein Tier (s. Abb. 12) zeigte bei 5,5 Lx deutlich eine sehr lange Periode. Diese Eidechse war auch bei Berücksichtigung aller 32 Tiere mit Abstand die langsamste. Auch bei 60 Lx gehörte sie zur langsamen Gruppe, wenn auch nicht mehr als Extrem (vgl. Tabelle 3). Bei 420 Lx aber war ihre Frequenz überdurchschnittlich hoch. Dieses Beispiel zeigt, daß man nicht generell von „langsamen" und „schnellen" Individuen sprechen kann, sondern dabei auch die Außenbedingungen berücksichtigen muß.

Die Beleuchtungsstärke beeinflußte nicht nur die Frequenz der Periodik, sondern auch die Länge der Aktivitätszeit. Zwischen 5,5 und 60 Lx war allerdings kein Unterschied zu bemerken. Das Aktivitätsmuster zeigte in beiden Intensitäten etwa die gleiche Variabilität. Die

Aktivitätszeit betrug bei 5,5 Lx im Mittel $7{,}7 \pm 0{,}24$ Std und bei 60 Lx $7{,}3 \pm 0{,}31$ Std. Bei 420 Lx jedoch war die Aktivitätszeit in den meisten Fällen deutlich verlängert (Beispiel s. Abb. 13), der Mittelwert ist mit $9{,}4 \pm 0{,}33$ gegen die Mittelwerte bei den beiden anderen Intensitäten gut gesichert (in beiden Fällen $p < 0{,}0001$). Es sei allerdings betont, daß es sich hier um statistische Unterschiede handelt. Es kam auch vor, daß einzelne Tiere in den niedrigeren Lichtintensitäten eine längere Aktivitätszeit zeigten als in der höheren (vgl. Abb. 3, 5, 10 und 11). Die intraindividuelle Variabilität war in diesem Falle größer als der Einfluß der Beleuchtungsstärke.

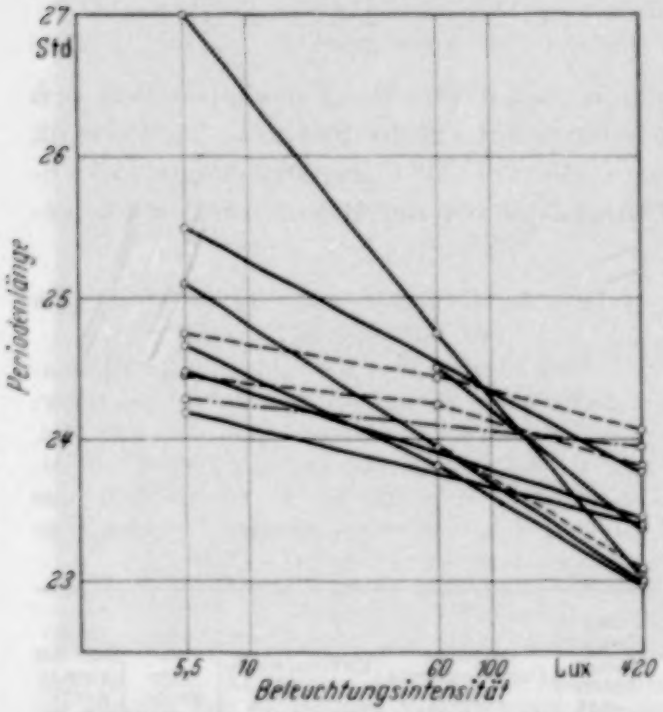


Abb. 12. Vergleich der mittleren Periodenlängen von Einzeltieren, deren Aktivität in mehr als einer Beleuchtungsstärke geprüft wurde

Die mir vorliegenden Aktogramme erwecken den Eindruck, daß die Ver-

Abb. 13. Aktivitätsmuster der gleichen Eidechse (S 1) bei verschiedenen Beleuchtungsstärken

längerung der Aktivitätszeit in 420 Lx nicht so sehr durch vermehrte Aktivität als vielmehr durch eine stärkere Auflockerung der Aktivität zustande kam (s. Abb. 13). Eine genaue quantitative Auswertung der Stärke der Aktivität war bei der benützten Art der Registrierung nicht möglich. — In 420 Lx trat auch häufiger als in den anderen Beleuchtungs-

stärken der Fall ein, daß die Aktivität aufgelöst und regellos über den ganzen Tag verteilt war (s. Abb. 11 b). Diesem Vorgang ging gewöhnlich eine Zeit mit langer Aktivitätszeit und aufgelockerter Aktivität voraus.

Bei allen Versuchen in 25° C war die Aktivität im allgemeinen monophasisch ohne irgendwelche besonders betonte Maxima innerhalb der Aktivitätszeit. Ein gut ausgeprägtes Anfangsmaximum oder ein Bigeminus (Aschoff 1957) trat fast nie auf. Bei höheren Temperaturen allerdings waren diese Aktivitätsmuster die Regel (s. Hoffmann 1960).

C. Versuche mit Vögeln

Neben den Untersuchungen an Eidechsen wurden auch bei 2 Staren Aktivitätsregistrierungen bei verschiedenen Lichtintensitäten durchgeführt. Diese Vögel dienten im wesentlichen zu anderen Versuchen; die hier wiedergegebenen Ergebnisse fielen mit an.

I. Material und Methodik

Die beiden Stare waren als unausgefärbte Jungvögel im Spätsommer 1957 gefangen worden und wurden seitdem im Institut gehalten und zu Versuchen über den Orientierungsmechanismus verwendet (s. Hoffmann 1959a). Bei den Aktivitätsregistrierungen saßen die Vögel in Netzkäfigen (80 × 55 × 60 cm), deren fester Boden mit Grassoden ausgelegt war. Die 2 Sitzstangen jedes Käfigs waren so montiert, daß beim Befliegen oder Verlassen der Sitzstange für kurze Zeit ein elektrischer Kontakt geschlossen wurde, der einen Schreibstift betätigte. — Futter und Wasser befanden sich auf dem Boden des Käfigs, daher wurde mit dieser Methode nur die reine Hüpfaktivität aufgezeichnet. Der provisorisch zusammengebaute Registrierapparat zeigte noch einige technische Mängel, so daß nicht in allen Fällen einwandfreie Aufzeichnungen zustande kamen. Der Verlauf der Periodik, die Länge der Aktivitätszeit und die Intensität der Aktivität waren jedoch in den meisten Fällen gut zu erkennen.

Die beiden Käfige standen in einem lichtdichten Kellerraum, dessen Temperatur — über Monate hinweg — von 17,5 auf 19,5° C anstieg. Tagesperiodische Temperaturschwankungen waren nicht zu erkennen. Die relative Luftfeuchte betrug 70—90%. Die Käfige wurden durch je eine Glühbirne beleuchtet, die 70 cm über dem Käfig angebracht war. Es wurden folgende Glühbirnen verwendet: Für die Beleuchtungsintensität von 0,6 Lx: 6 V, 0,3 W; für 7,5 Lx: 220—240 V, 3 cd, und für 65 Lx: 220—230 V, 25 W. Die angegebenen Lichtintensitäten sind mit maximal 20% Fehler behaftet (s. S. 546).

Futter und Wasser stand den Tieren ständig zur Verfügung. Die Schalen wurden alle 3—4 Tage zu unregelmäßig wechselnden Zeiten ausgetauscht. Die Registriereinrichtung befand sich außerhalb des Versuchsraumes und konnte ohne Störung der Tiere kontrolliert werden. — Die Versuche wurden von September 1959 bis März 1960 durchgeführt.

II. Versuche

Die beiden Vögel verbrachten zunächst einige Tage im Versuchsraum in einem den Verhältnissen des natürlichen Tages angepaßten künstlichen Licht-Dunkel-Wechsel. Ab 23. 9. wurde ihnen Dauerlicht von 7,5 Lx geboten. Auch unter diesen Bedingungen blieb ein gut ausgeprägter

Wechsel zwischen Aktivität und Ruhe bestehen. Allerdings begann hier die Aktivität jeden Tag ein wenig früher; die Periodik war gegenüber dem natürlichen Tage deutlich verkürzt, die mittlere Periodenlänge (gemessen von Aktivitätsbeginn zu Aktivitätsbeginn) betrug etwa 23,5 Std. Die Tiere waren im gleichen Raum untergebracht und konnten sich sehen und hören. Dadurch wurde ihre Aktivität vermutlich stark synchronisiert; die mittlere Periodenlänge bei beiden war praktisch identisch.

Star W war während der Ruhezeit kaum jemals aktiv. Bei Star N dagegen konnten auch zu der Zeit, die normalerweise in seine Ruhezeit fiel, gelegentlich starke Aktivitätsschübe auftreten. Diese konnten von der Aktivität des „physiologischen Tages" völlig isoliert sein oder auch kontinuierlich in das Morgenmaximum übergehen. — Schon vor dem Einsetzen in den Versuch hatte Star N nächtliche Zugunruhe gezeigt und diese auch im künstlichen Licht-Dunkel-Wechsel beibehalten. Ähnlich verhielten sich 2 andere Stare, die ebenfalls im künstlichen Tag-Nacht-Wechsel gehalten wurden. Auch die übrigen im Institut gehaltenen Stare waren in den Wochen während der Versuche des öfteren nachts zugaktiv. Ich möchte die in der Ruhezeit liegenden Aktivitätsschübe bei Star N daher gleichfalls als Zugunruhe deuten. Sie traten nur gelegentlich auf und verfälschten das Gesamtbild nicht. Tage mit einer solchen nächtlichen Zugunruhe wurden für die Bestimmung der Länge der Aktivitätszeit und der Stärke der Aktivität (Abb. 15 und 16 und Tabelle 4) nicht herangezogen.

Durch die Verkürzung der Gesamtperiodenlänge im Dauerlicht war die Aktivität am 15. 10. gegenüber dem normalen Tage um etwa 12 Std phasenverschoben. Vom nächsten Tage an wurden die beiden Vögel wieder einem dem Normaltag zeitlich entsprechenden Licht-Dunkel-Wechsel ausgesetzt. (Von Sonnenaufgang bis Sonnenuntergang Licht von 7,5 Lx, die übrige Zeit völlig dunkel.) 4—5 Tage später war ihre Aktivität mit diesem Licht-Regime völlig synchronisiert.

Vom 8. 11. an wurde der Versuch bei der gleichen Beleuchtungsintensität (7,5 Lx) wiederholt. Wieder war die Länge der Gesamtperiode deutlich verkürzt. Abb. 14 gibt den Aktivitätsbeginn im vorhergehenden Licht-Dunkel-Wechsel und im Dauerlicht wieder. Man erkennt, daß der Aktivitätsbeginn zunächst mit dem Beginn der Beleuchtung synchronisiert ist, bei Dauerlicht aber täglich früher einsetzt.

Am Abend des 16. 12. wurde die Stärke der Beleuchtung auf 0,6 Lx erniedrigt. In diesem schwachen Dauerlicht änderte sich die Tendenz der Periodik; die Vögel wurden jeden Tag etwas später aktiv, die Periodenlänge betrug im Mittel 24,3 Std (s. Abb. 14).

Vom 6. 2. an schließlich wurde die Intensität des Dauerlichtes auf 65 Lx erhöht. Die Gesamtaktivität nahm stark zu, eine deutliche Periodik war aber nur in den ersten 5 Tagen zu erkennen. Die Periodenlänge war wieder verkürzt, sie betrug hier etwa 22,5 Std. Vom 6. Tag an ergaben die Aufzeichnungen kein klares Bild mehr.

In den verschiedenen Beleuchtungsintensitäten änderte sich nicht nur die Frequenz der Periodik, sondern auch die Form des Aktivitätsmusters

die Länge der Aktivitätszeit und die Stärke der Aktivität. In 7,5 Lx war die Aktivitätszeit deutlich länger als im vorhergehenden Licht-Dunkel-Wechsel. Im letzteren Falle war die Aktivität auf die Lichtzeit von 12,6

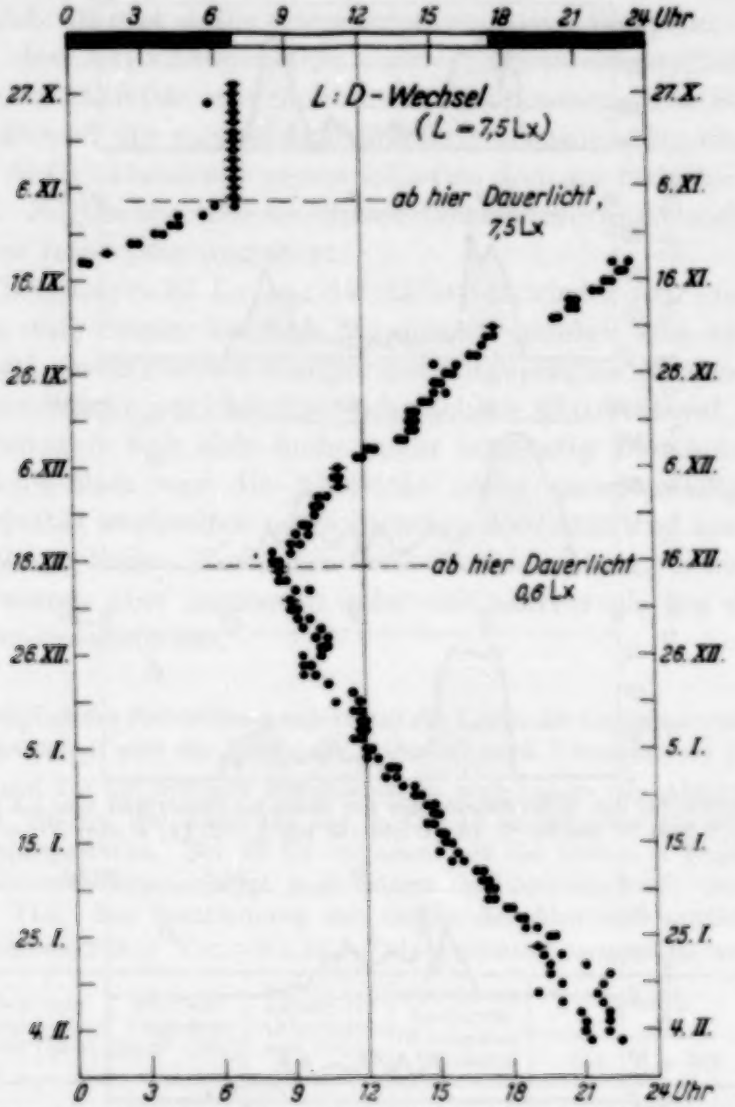


Abb. 14. Beginn der Hüpfaktivität bei 2 Staren im Licht-Dunkel-Wechsel und bei anschließendem Dauerlicht verschiedener Intensität. Zeichenerklärung: ● Star W; ○ Star N; ⊸ wurde gewählt, wenn der Aktivitätsbeginn bei beiden Vögeln übereinstimmte. Die sprunghafte Vorverlegung des Aktivitätsbeginns am 21. 11. und die anschließende leichte Frequenzänderung sind vermutlich dadurch verursacht, daß die Vögel am 19. und 20. 11. jeweils etwa 25 min bei einem Versuch zum Orientierungsverhalten dem hellen Sonnenschein ausgesetzt waren. Derartige Verschiebungen der Periodik durch einmalige Lichtschocks sind bei Weißfußmäusen, beim Goldhamster, beim Flughörnchen, bei *Drosophila*-Kulturen und bei *Euglena*-Kulturen beschrieben worden (Literatur s. DE COURSEY 1960)

bzw. 10,8 Std beschränkt gewesen. Beim Übergang in Dauerlicht von 7,5 Lx wurde in beiden Versuchen die Aktivitätszeit auf im Mittel 14,7 Std verlängert. Beide Vögel zeigten ein deutliches Aktivitätsmaximum zu Beginn der Aktivität (am „physiologischen Morgen"); die

Bewegungsintensität flaute dann rasch ab, um gegen Ende der Aktivitätszeit (am „physiologischen Abend") wiederum zu einem meist schwächeren

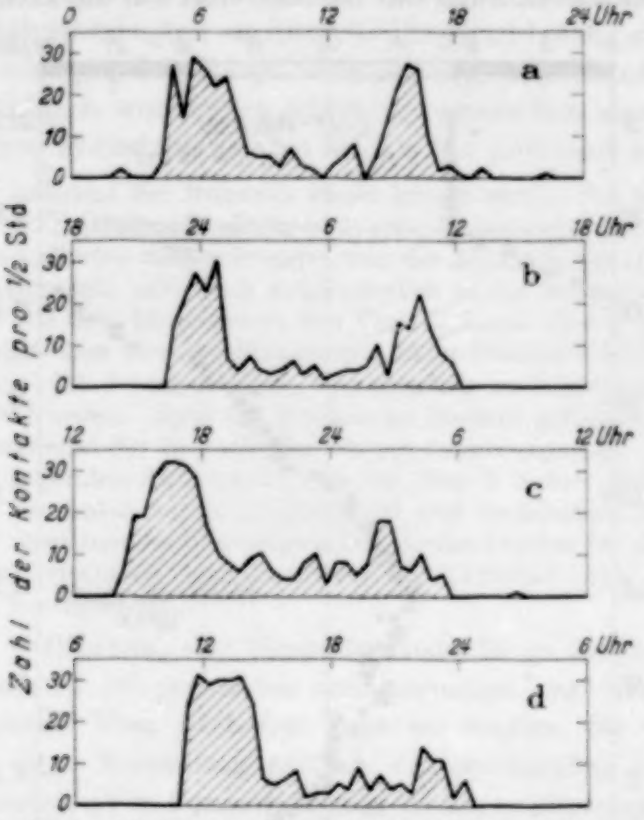


Abb. 15. Beispiele für das Aktivitätsmuster der Stare im Dauerlicht von 7,5 Lx. a Star N am 25. 9.; b Star W am 6.—7. 10.; c Star W am 1.—2. 12; d Star N am 8.—9. 12.

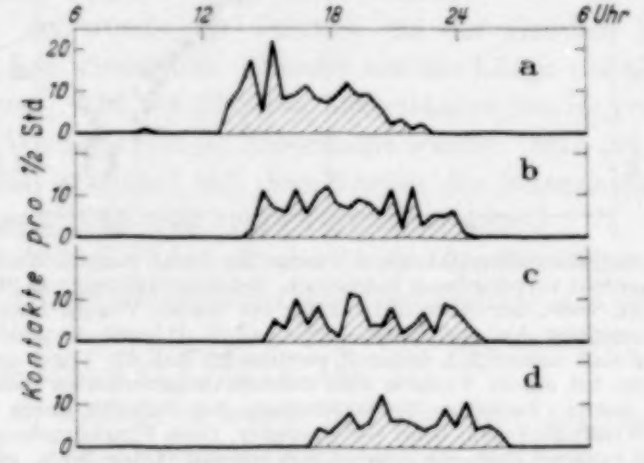


Abb. 16. Beispiel für das Aktivitätsmuster der Stare bei schwachem Dauerlicht (0,6 Lx). a Star W am 7.—8. 1.; b Star N am 13.—14. 1.; c Star W am 17.—18. 1.; d Star N am 21.—22. 1.

und weniger regelmäßigen Maximum anzusteigen (Bigeminus, s. ASCHOFF 1957). Abb. 15 gibt typische Beispiele des Aktivitätsmusters.

Beim Übergang von 7,5 Lx zu 0,6 Lx wurde die Aktivitätsform zunächst beibehalten. Die Aktivität wurde aber von Tag zu Tag schwächer und die Aktivitätszeit kürzer. Nach 8—10 Tagen war eine stabile Form erreicht. Abb. 16 gibt dafür einige representative Beispiele. Die Bigeminusform des Aktivitätsmusters entfiel, irgendein zeitlich fixiertes Maximum der Aktivität war nicht mehr zu erkennen. Die Stare waren vielmehr während der ganzen Aktivitätszeit unregelmäßig und schwach aktiv. Das Aktivitätsmuster entsprach etwa dem der Eidechsen in 25° C (s. S. 557). Zugunruhe trat bei dieser Lichtstärke nicht mehr auf, die Ruhezeit war fast völlig ungestört.

Beim Übergang in 65 Lx war die Aktivität wieder sehr stark erhöht. Sie begann mit einem starken Maximum, gefolgt von schwächerer Aktivität und einem zweiten weniger gut ausgeprägten Maximum. Auch in der Ruhezeit trat jetzt häufiger schwächere Aktivität auf, die Länge der Aktivitätszeit ließ sich nicht mehr eindeutig bestimmen. Nach 5 Tagen schließlich war die Aktivität völlig unregelmäßig. Schübe starker Aktivität wechselten mit schwacher Aktivität und auch wenigen Stunden völliger Ruhe. Eine klare Periodik war nicht mehr zu erkennen. Die Vögel waren aber insgesamt sehr viel aktiver als bei den beiden anderen Lichtintensitäten.

Tabelle 4. *Einfluß der Beleuchtungsstärke auf die Länge der Gesamtperiode, die Länge der Aktivitätszeit und die Stärke der Aktivität nach Versuchen an 2 Staren.*

Bei 0,6 und 7,5 Lx mittlere Periodenlänge und Länge der Aktivitätszeit aus allen Werten, Stärke der Aktivität aus je 13—15 ungestörten Perioden pro Tier und Beleuchtungsstärke. Bei 65 Lx ergaben nur die ersten 5 Tage eine klare Periodik; mittlere Periodenlänge und Länge der Aktivitätszeit daher nur aus 5 Werten je Tier. Zur Bestimmung der Stärke der Aktivität wurden bei dieser Beleuchtungsintensität je Tier zehn 22,5-Std-Abschnitte ausgezählt und gemittelt.

Beleuchtungsintensität (Lux)	mittlere Periodenlänge (Std)	Länge der Aktivitätszeit (Std)	Stärke der Aktivität (Kontakte/Periode)	Versuch	
				von	bis
0,6	24,3	9,3±0,2	117±5	17. 12.—5. 2.	
7,5	23,5	14,7±0,2	300±9	23. 9.—15. 10 und 8. 11.—16. 12.	
65	(22—23)	etwa (14—19)	(750±85)	6. 2.—3. 3.	

Tabelle 4 gibt eine quantitative Übersicht über den gesamten Versuch. Da die beiden Tiere — bis auf die nächtliche Zugunruhe bei Star N — keinen Unterschied im Verhalten zeigten, sind sie hier gemeinsam berücksichtigt. Mit steigender Lichtintensität nimmt die Länge der Gesamtperiode deutlich ab. Dennoch wird die Aktivitätszeit nicht nur relativ, sondern auch absolut länger. Bei 0,6 Lx beträgt sie etwa $^2/_5$ der

gesamten Periode, bei 7,5 Lx etwa $^3/_5$ und bei 65 Lx, soweit aus den ersten 5 Tagen ersichtlich, etwa $^4/_5$ der Periode. Auch die Stärke der Aktivität nimmt mit steigender Lichtintensität zu. Die Vögel sind bei 7,5 Lx fast 3mal so aktiv wie im Dämmerlicht von 0,6 Lx, und in 65 Lx schließlich wird die Aktivität noch einmal mehr als doppelt so stark.

D. Besprechung

Bei beiden untersuchten Tierarten ergab sich im Prinzip das gleiche Bild: Die Frequenz der Periodik nahm mit steigender Beleuchtungsstärke zu. Das gleiche berichtet ASCHOFF (1959a, b) von Versuchen mit Buchfinken. Dagegen zeigten Weißfußmäuse (JOHNSON 1939) und Hausmäuse (ASCHOFF 1952, 1959a, b) das umgekehrte Verhalten: Bei ihnen nahm mit steigender Beleuchtungsintensität die Frequenz der Periodik ab. ASCHOFF (1959a, b) vermutet, daß die unterschiedliche Reaktion auf die Lichtstärke bei Versuchen in Dauerlicht ökologische Typen charakterisiert: „Es hat den Anschein, als ließen sich an diesem gegensätzlichen Verhalten licht- und dunkelaktive Tiere allgemein voneinander trennen" (ASCHOFF 1959b). Für die bisher untersuchten Arten trifft diese Ansicht zu: Eidechse, Buchfink und (mit Ausnahme der Zugzeit) Star sind rein tagaktiv, die beiden Mäusearten dagegen überwiegend nachtaktiv. Die Theorie wird auch gestützt durch Befunde verschiedener Autoren an einer Reihe von Tierarten, wonach tagaktive Tiere im Dauerlicht im allgemeinen Periodenlängen von weniger als 24 Std zeigten, nachtaktive dagegen gewöhnlich längere Perioden. Im Dauerdunkel dagegen war die Periode bei nachtaktiven Tieren in der Regel kürzer als 24 Std, bei tagaktiven meist deutlich länger (Übersicht s. ASCHOFF 1958, Tabelle 2, s. auch PITTENDRIGH 1956, Tabelle 1).

Die Periodenlänge der Eidechsen zeigte selbst unter identischen Versuchsbedingungen eine starke Variabilität. Es ergaben sich nicht nur Unterschiede von Tier zu Tier; auch beim gleichen Individuum konnte die Periodenlänge von Versuch zu Versuch verschieden sein. Die Frequenz der Periodik konnte sich auch während eines Versuches bei gleichbleibenden Außenbedingungen ändern. Diese Befunde sprechen dafür, daß die Frequenz der spontanen Periodik durch einen inneren Mechanismus bestimmt wird, der innerhalb gewisser Grenzen von bisher noch unbekannten inneren Faktoren beeinflußt werden kann. Außenfaktoren wie die Intensität der Beleuchtung können die Spontanfrequenz noch zusätzlich in voraussagbarer Weise modifizieren. Ihr Einfluß überlagert sich der Wirkung der Innenfaktoren. Individuelle Unterschiede der Periodenlänge unter gleichen Bedingungen sind häufiger beschrieben worden, so z. B. von ASCHOFF (1955) bei Mäusen und von PITTENDRIGH u. BARTH (unveröffentlicht, zit. nach PITTENDRIGH 1956) bei der nordamerikanischen Eidechse *Anolis carolinensis*.

Die Periodenlänge kann aber offenbar nur innerhalb gewisser Grenzen von der Länge des Naturtages abweichen. Bei Betrachtung aller Versuche an Eidechsen unter recht verschiedenen konstanten Bedingungen ergaben sich als Extremwerte Periodenlängen von 21,1 bzw. 27,4 Std (s. HOFFMANN 1955, 1957a, b, 1959b, 1960). In der Regel aber war die Abweichung weit geringer. Der angegebene Bereich ist etwa der gleiche, der auch bei zahlreichen anderen Organismen gefunden wurde: „Im allgemeinen werden von Pflanzen und Tieren durchschnittliche Periodenlängen von 22—28 Std eingehalten" (BÜNNING 1958, S. 10). Für die generelle Gültigkeit dieser Grenzen sprechen auch die Befunde TRIBUKEITS (1956), der versuchte, Mäusen durch entsprechende Licht-Dunkel-Perioden stark von 24 Std abweichende Periodenlängen aufzuzwingen. Bis zu 21 bzw. 27 Std folgte die Periodik der Tiere diesen Außenbedingungen. Wich die Periodenlänge des Zeitgebers noch stärker von der des Naturtages ab, so machte sich die Periodik der Mäuse vom Zeitgeber unabhängig. Sie zeigten dann eine rein endogene Periodik mit Periodenlängen zwischen 23 und 25 Std. Die bei Eidechsen in konstanten Bedingungen spontan auftretenden Frequenzen entsprechen somit in den Extremen den Grenzen, innerhalb derer TRIBUKEIT bei Mäusen die Periodik modifizieren konnte.

Bei den Staren war ein Einfluß der Beleuchtungsstärke auch auf die Stärke der Aktivität und die Länge der Aktivitätszeit deutlich. Mit steigender Beleuchtungsintensität nahm nicht nur die Frequenz, sondern auch die Amplitude der Periodik zu. Das führte zu erheblich verlängerten Aktivitätszeiten trotz Verkürzung der Gesamtperiode. Das gleiche berichtet ASCHOFF (1959b) vom Buchfinken. Bei den poikilothermen Eidechsen trat eine solche Wirkung weniger in Erscheinung. Bei ihnen konnte hingegen die Amplitude von der Temperatur stark verändert werden, während die Frequenz sich zumindest zwischen 16 und 35° C als von der Temperatur weitgehend unabhängig erwies (s. MARX u. KAYSER 1949, HOFFMANN 1957a, 1960).

Die Aktivität war bei den beiden Staren in der höchsten benützten Beleuchtungsstärke (65 Lx) nach 5 Tagen völlig aufgelöst, eine Periodik war nicht mehr zu erkennen. Derartige Auflösungserscheinungen wurden auch schon früher bei Staren in hellem Dauerlicht beobachtet. Sie bedeuten nicht, daß eine Periodik nicht mehr vorhanden ist: Bei Prüfung der in diesen Bedingungen gehaltenen Stare auf ihr Orientierungsverhalten ergab sich eine klare Richtungswahl. Die innere Uhr mußte also weitergelaufen sein (HOFFMANN 1954). Allerdings waren hierbei keine Abweichungen von einer Periodenlänge von genau 24 Std festzustellen. Es ist möglich, daß Außengeräusche, insbesondere der Gesang in der Nähe lebender Artgenossen, als Zeitgeber wirkten und so die Frequenz auf 1/die stabilisierten. Zudem wurde der Aufenthalt in den Dauer-

bedingungen häufig und immer zur gleichen Tageszeit durch einen kurzen Aufenthalt im Versuchspavillon unterbrochen, was auch als Zeitgeber wirksam gewesen sein könnte.

RAWSON (1954) fand bei Aktivitätsaufzeichnungen an 2 Staren in schwachem Dauerlicht (Intensität nicht angegeben) Periodenlängen von 23,7 bzw. 24 Std, bei einem dritten Vogel zeigte die Aktivität starke Auflösungserscheinungen. Sicher gibt es auch hier, ähnlich wie z. B. bei Eidechsen und Mäusen, eine starke individuelle Variabilität, wobei auch Periodenlängen von angenähert 24 Std vorkommen. Es wäre denkbar, daß bei den zu Orientierungsversuchen benützten Staren (s. o.), die im gleichen Käfig saßen und sich mithin gegenseitig synchronisierten, ein derartiger Fall verwirklicht war.

Eine Auflösung des Rhythmus bei hellem Dauerlicht haben auch andere Autoren beschrieben (bei Vögeln z. B. SZYMANSKI 1918, STEIN 1951, SCHMIDT-KOENIG 1958, bei Mäusen JOHNSON, l. c.). Auch bei den untersuchten Eidechsen kam in der höchsten geprüften Beleuchtungsstärke häufiger als sonst eine Auflösung der Aktivitätsperiodik vor (s. S. 557). Im weiteren Verlauf des Versuches konnte sich die Aktivität wieder konzentrieren und eine klare Periodik erkennen lassen (s. Abb. 11), was wiederum darauf hinweist, daß eine Auflösung der sichtbaren Aktivitätsperiodik nicht mit einer Störung der endogenen Periodik gleichzusetzen ist.

Summary

The locomotory activity of lizards *(Lacerta sicula)* was registered in constant light and temperature. In 141 experiments, with 61 individuals, a total of 3620 periods was evaluated. The results were as follows:

The locomotory activity showed a diurnal rhythm with well marked times of activity and rest. The length of period, however, was very rarely exactly 24 hours, but deviated more or less from the length of the natural day (maximum deviation 3.4 hours). Individual differences were found even under identical experimental conditions.

The mean length of period differed 0.5 hours in the average (1.6 hours in the extreme), if the experiment was repeated under the same conditions with the same specimen. The length of period could change even during the course of an experiment under perfectly constant conditions. These changes were gradual rather than abrupt. They lead to the assumption that the mechanism controlling the periodicity can be changed by spontaneous internal processes.

Recording at 25° C in three different light intensities showed a clear influence of the light intensity: The length of period decreased with increasing light intensity. It was 24.67 hours in 5.5 lx, 24.32 hours in 60 lx and 23.67 hours in 420 lx. These differences are significant.

The length of the active time, also, was influenced by light intensity. It was the same in 5.5 and 60 lx (7.7 and 7.3 hours, respectively), but was significantly lengthened in 420 lx (9.4 hours). The lengthening of the active time was due to spreading out of the activity rather than to an increase in total activity.

Similar experiments with starlings *(Sturnus vulgaris)* gave similar results: The length of period decreased with increasing light intensity (24.3 hours in 0.6 lx, 23.5 hours in 7.5 lx, and about 22.5 hours in 65 lx). In spite of the decreasing length of the whole period the length of the active time was increased (9.3 hours in 0.6 lx, 14.7 hours in 7.5 lx, and about 16.5 hours in 65 lx). The total amount of activity in 7.5 lx was three times, and in 65 lx nearly seven times the amount of activity in 0.6 lx.

These findings are in accordance with Aschoff's (1959b) assumption that in diurnal animals the length of period decreases with increasing light intensity, while the opposite holds for nocturnal animals.

Literatur

Aschoff, J.: Die 24-Stunden-Periodik der Maus unter konstanten Umgebungsbedingungen. Naturwissenschaften **38**, 506—507 (1951).

Aschoff, J.: Frequenzänderung der Aktivitätsperiodik bei Mäusen im Dauerdunkel und Dauerlicht. Pflügers Arch. ges. Physiol. **255**, 197—203 (1952).

Aschoff, J.: Zeitgeber der tierischen Tagesperiodik. Naturwissenschaften **41**, 49—56 (1954).

Aschoff, J.: Tagesperiodik bei Mäusestämmen unter konstanten Umgebungsbedingungen. Pflügers Arch. ges. Physiol. **262**, 51—59 (1955).

Aschoff, J.: Aktivitätsmuster der Tagesperiodik. Naturwissenschaften **44**, 361—367 (1957).

Aschoff, J.: Periodik licht- und dunkelaktiver Tiere unter konstanten Umgebungsbedingungen. Pflügers Arch. ges. Physiol. **270**, 9 (1959a).

Aschoff, J.: Der biologische Tag. Mitt. a. d. Max-Planck-Ges. 1959b, S. 381—389.

Aschoff, J., u. J. Meyer-Lohmann: Angeborene 24-Stunden-Periodik beim Küken. Pflügers Arch. ges. Physiol. **260**, 170—176 (1954).

Bünning, E.: Über die Erblichkeit der Tagesperiodik bei den *Phaseolus*-Blättern. Jb. wiss. Bot. **77**, 283—320 (1932).

Bünning, E.: Zur Kenntnis der erblichen Tagesperiodizität bei den Primärblättern von *Phaseolus multiflorus*. Jb. wiss. Bot. **81**, 411—418 (1935).

Bünning, E.: Die physiologische Uhr. Berlin-Göttingen-Heidelberg: Springer 1958.

Coursey, P. J. de: Daily light sensitivity rhythm in a rodent. Science **131**, 33—35 (1960).

Hoffmann, K.: Versuche zu der im Richtungsfinden der Vögel enthaltenen Zeitschätzung. Z. Tierpsychol. **11**, 453—475 (1954).

Hoffmann, K.: Aktivitätsregistrierungen bei frisch geschlüpften Eidechsen. Z. vergl. Physiol. **37**, 253—262 (1955).

Hoffmann, K.: Über den Einfluß der Temperatur auf die Tagesperiodik bei einem Poikilothermen. Naturwissenschaften **44**, 358 (1957a).

HOFFMANN, K.: Angeborene Tagesperiodik bei Eidechsen. Naturwissenschaften **44**, 359—360 (1957b).

HOFFMANN, K.: Die Richtungsorientierung von Staren unter der Mitternachtssonne. Z. vergl. Physiol. **41**, 471—480 (1959a).

HOFFMANN, K.: Die Aktivitätsperiodik von im 18- und 36-Stunden-Tag erbrüteten Eidechsen. Z. vergl. Physiol. **42**, 422—432 (1959b).

HOFFMANN, K.: Versuche zur Analyse der Tagesperiodik. II. Der Einfluß der Temperatur. (In Vorbereitung.)

JOHNSON, M. S.: Effect of continuous light on periodic spontaneous activity of white-footed mice *(Peromyscus)*. J. exp. Zool. **82**, 315—328 (1939).

MARX, CH., u. CH. KAYSER: Le rythme nycthermal de l'activité chez le lezard *(Lacerta agilis, Lacerta muralis)*. C. R. Soc. Biol. (Paris) **143**, 1375—1377 (1948).

PITTENDRIGH, C. S.: On temperature independence in the clock system controlling emergence time in *Drosophila*. Proc. nat. Acad. Sci. (Wash.) **40**, 1018—1029 (1954).

PITTENDRIGH, C. S.: Perspectives in the study of biological clocks. In Symposium on Perspectives in Marine Biology. Berkeley: University California Press 1956.

RAWSON, K. S.: Sun compass orientation and endogenous activity rhythms of the starling (*Sturnus vulgaris* L.). Z. Tierpsychol. **11**, 446—452 (1954).

SCHEER, G.: Beobachtungen und Untersuchungen über die Abhängigkeit des Frühgesanges der Vögel von inneren und äußeren Faktoren. Biol. Abh. H. 3/4 (1952).

SCHMIDT-KOENIG, K.: Experimentelle Einflußnahme auf die 24-Stunden-Periodik bei Brieftauben und deren Auswirkungen unter besonderer Berücksichtigung des Heimfindevermögens. Z. Tierpsychol. **15**, 301—331 (1958).

STEIN, H.: Untersuchungen über den Zeitsinn bei Vögeln. Z. vergl. Physiol. **33**, 387—403 (1951).

SZYMANSKI, J. S.: Die Verteilung der Ruhe- und Aktivitätsperioden bei weißen Ratten und Tanzmäusen (mit einem Anhang: Nachtrag zur Untersuchung über die Verteilung der Ruhe- und Aktivitätsperioden bei Kanarienvögeln). Pflügers Arch. ges. Physiol. **171**, 324—347 (1918).

TRIBUKEIT, B.: Die Aktivitätsperiodik der weißen Maus im Kunsttag von 16—29 Std Länge. Z. vergl. Physiol. **38**, 479—490 (1956).

Dr. KLAUS HOFFMANN, Dept. of Biology,
Princeton University, Princeton, N. J. (U.S.A.)

Aufnahmebedingungen

I. Sachliche Anforderungen

1. Der Inhalt der Arbeit muß dem Gebiet der Zeitschrift angehören.

2. Die Arbeit muß wissenschaftlich wertvoll sein und Neues bringen. Bloße Bestätigungen bereits anerkannter Befunde können, wenn überhaupt, nur in kürzester Form aufgenommen werden. Dasselbe gilt von Versuchen und Beobachtungen, die ein positives Resultat nicht ergeben haben. Arbeiten rein referierenden Inhalts werden abgelehnt, vorläufige Mitteilungen nur ausnahmsweise aufgenommen. Polemiken sind zu vermeiden, kurze Richtigstellung der Tatbestände ist zulässig. Aufsätze spekulativen Inhalts sind nur dann geeignet, wenn sie durch neue Gesichtspunkte die Forschung anregen.

II. Formelle Anforderungen

1. Das Manuskript muß leicht leserlich geschrieben sein. Die Abbildungsvorlagen sind auf besonderen Blättern einzuliefern. Diktierte Arbeiten bedürfen der stilistischen Durcharbeitung zur Vermeidung von weitschweifiger und unsorgfältiger Darstellung. Absätze sind nur zulässig, wenn sie neue Gedankengänge bezeichnen.

2. Die Arbeiten müssen *kurz* und ohne inhaltliche Wiederholung geschrieben sein. Arbeiten in den anderen Kongreßsprachen können nur aufgenommen werden, wenn es sich um die Muttersprache des Autors handelt. Ausführliche historische Einleitungen sind zu vermeiden. Die Fragestellung kann durch wenige Sätze klargelegt werden. Der Anschluß an frühere Behandlungen des Themas ist durch Hinweis auf die letzten Literaturzusammenstellungen (in Monographien, „Ergebnissen", Handbüchern) herzustellen.

3. Der Weg, auf dem die Resultate gewonnen wurden, muß klar erkennbar sein; jedoch hat eine ausführliche Darstellung der Methodik nur dann Wert, wenn sie wesentlich Neues enthält.

4. Jeder Arbeit ist eine kürze Zusammenstellung (höchstens 1 Seite) der wesentlichen Ergebnisse anzufügen.

5. Von jeder Versuchsart bzw. von jedem Tatsachenbestand ist in der Regel nur *ein* Protokoll im Telegrammstil als Beispiel in knappster Form mitzuteilen. Das übrige Beweismaterial kann im Text oder, wenn dies nicht zu umgehen ist, in Tabellenform gebracht werden; dabei müssen aber zu umfangreiche tabellarische Zusammenstellungen unbedingt vermieden werden. Es wird empfohlen, durch eine Fußnote darauf hinzuweisen, in welchem Institut das gesamte Beweismaterial eingesehen oder angefordert werden kann.

6. Die Abbildungen sind auf das Notwendigste zu beschränken. Entscheidend für die Frage, ob Bild oder Text, ist im Zweifelsfall die Platzersparnis. Kurze, aber erschöpfende Figurenunterschriften erübrigen nochmalige Beschreibung im Text. Für jede Versuchsart, jedes Präparat ist nur *ein* gleichartiges Bild, Kurve u. ä. zulässig. Unzulässig ist im allgemeinen die *doppelte* Darstellung in Tabelle und Kurve. *Farbige* Bilder können nur in Ausnahmefällen Aufnahme finden. Didaktische Gesichtspunkte bleiben hierbei außer Betracht, da die Aufsätze in den Archiven nicht von Anfängern gelesen werden.

7. Literaturangaben, die nur im Text berücksichtigte Arbeiten enthalten dürfen, erfolgen mit vollständigem Titel der Arbeit, Zeitschriftentitel (in der Abkürzung nach den World Medical Periodicals), Band-, Seiten- und Jahreszahl. Die Literaturangaben sind am Schluß der Arbeit nach den Autorennamen *alphabetisch* anzuordnen und nicht zu numerieren. Werden mehrere Arbeiten des gleichen Autors zitiert, so ist an der betreffenden Stelle im Text eine in Klammer gesetzte 1, 2 bzw. 3 hinter dem Autorennamen einzufügen. Im Literaturverzeichnis steht diese Zahl, ebenfalls in Klammern gesetzt, vor der betreffenden Arbeit. Bücher müssen mit vollem Titel, Auflage, Ort, Verlag und Jahr zitiert werden.

8. Die Beschreibung von Methodik, Protokollen und anderen weniger wichtigen Teilen ist für *Kleindruck* vorzumerken. Die Lesbarkeit des Wesentlichen wird hierdurch gehoben.

9. Das Zerlegen einer Arbeit in mehrere Mitteilungen, um sie kürzer erscheinen zu lassen, ist unzulässig.

10. Doppeltitel sind aus bibliographischen Gründen unerwünscht. Das gilt insbesondere, wenn die Autoren in Ober- und Untertitel einer Arbeit nicht die gleichen sind.

11. An *Dissertationen*, soweit deren Aufnahme überhaupt zulässig erscheint, werden nach Form und Inhalt dieselben Anforderungen gestellt wie an andere Arbeiten. Danksagungen an Institutsleiter, Dozenten usw. werden nicht abgedruckt. Zulässig hingegen sind einzeilige Fußnoten, mit der Mitteilung, wer die Arbeit angeregt, und geleitet hat oder wem die Mittel verdankt werden. *Festschriften* und *Monographien* gehören nicht in den Rahmen einer Zeitschrift.

HOFFMANN, K.: Angeborene Tagesperiodik bei Eidechsen. Naturwissenschaften **44**, 359—360 (1957b).

HOFFMANN, K.: Die Richtungsorientierung von Staren unter der Mitternachtssonne. Z. vergl. Physiol. **41**, 471—480 (1959a).

HOFFMANN, K.: Die Aktivitätsperiodik von im 18- und 36-Stunden-Tag erbrüteten Eidechsen. Z. vergl. Physiol. **42**, 422—432 (1959b).

HOFFMANN, K.: Versuche zur Analyse der Tagesperiodik. II. Der Einfluß der Temperatur. (In Vorbereitung.)

JOHNSON, M. S.: Effect of continuous light on periodic spontaneous activity of white-footed mice *(Peromyscus)*. J. exp. Zool. **82**, 315—328 (1939).

MARX, CH., u. CH. KAYSER: Le rythme nycthermal de l'activité chez le lezard *(Lacerta agilis, Lacerta muralis)*. C. R. Soc. Biol. (Paris) **143**, 1375—1377 (1948).

PITTENDRIGH, C. S.: On temperature independence in the clock system controlling emergence time in *Drosophila*. Proc. nat. Acad. Sci. (Wash.) **40**, 1018—1029 (1954).

PITTENDRIGH, C. S.: Perspectives in the study of biological clocks. In Symposium on Perspectives in Marine Biology. Berkeley: University California Press 1956.

RAWSON, K. S.: Sun compass orientation and endogenous activity rhythms of the starling (*Sturnus vulgaris* L.). Z. Tierpsychol. **11**, 446—452 (1954).

SCHEER, G.: Beobachtungen und Untersuchungen über die Abhängigkeit des Frühgesanges der Vögel von inneren und äußeren Faktoren. Biol. Abh. H. 3/4 (1952).

SCHMIDT-KOENIG, K.: Experimentelle Einflußnahme auf die 24-Stunden-Periodik bei Brieftauben und deren Auswirkungen unter besonderer Berücksichtigung des Heimfindevermögens. Z. Tierpsychol. **15**, 301—331 (1958).

STEIN, H.: Untersuchungen über den Zeitsinn bei Vögeln. Z. vergl. Physiol. **33**, 387—403 (1951).

SZYMANSKI, J. S.: Die Verteilung der Ruhe- und Aktivitätsperioden bei weißen Ratten und Tanzmäusen (mit einem Anhang: Nachtrag zur Untersuchung über die Verteilung der Ruhe- und Aktivitätsperioden bei Kanarienvögeln). Pflügers Arch. ges. Physiol. **171**, 324—347 (1918).

TRIBUKEIT, B.: Die Aktivitätsperiodik der weißen Maus im Kunsttag von 16—29 Std Länge. Z. vergl. Physiol. **38**, 479—490 (1956).

Dr. KLAUS HOFFMANN, Dept. of Biology,
Princeton University, Princeton, N. J. (U.S.A.)

Aufnahmebedingungen

I. Sachliche Anforderungen

1. Der Inhalt der Arbeit muß dem Gebiet der Zeitschrift angehören.

2. Die Arbeit muß wissenschaftlich wertvoll sein und Neues bringen. Bloße Bestätigungen bereits anerkannter Befunde können, wenn überhaupt, nur in kürzester Form aufgenommen werden. Dasselbe gilt von Versuchen und Beobachtungen, die ein positives Resultat nicht ergeben haben. Arbeiten rein referierenden Inhalts werden abgelehnt, vorläufige Mitteilungen nur ausnahmsweise aufgenommen. Polemiken sind zu vermeiden, kurze Richtigstellung der Tatbestände ist zulässig. Aufsätze spekulativen Inhalts sind nur dann geeignet, wenn sie durch neue Gesichtspunkte die Forschung anregen.

II. Formelle Anforderungen

1. Das Manuskript muß leicht leserlich geschrieben sein. Die Abbildungsvorlagen sind auf besonderen Blättern einzuliefern. Diktierte Arbeiten bedürfen der stilistischen Durcharbeitung zur Vermeidung von weitschweifiger und unsorgfältiger Darstellung. Absätze sind nur zulässig, wenn sie neue Gedankengänge bezeichnen.

2. Die Arbeiten müssen *kurz* und ohne inhaltliche Wiederholung geschrieben sein. Arbeiten in den anderen Kongreßsprachen können nur aufgenommen werden, wenn es sich um die Muttersprache des Autors handelt. Ausführliche historische Einleitungen sind zu vermeiden. Die Fragestellung kann durch wenige Sätze klargelegt werden. Der Anschluß an frühere Behandlungen des Themas ist durch Hinweis auf die letzten Literaturzusammenstellungen (in Monographien, „Ergebnissen", Handbüchern) herzustellen.

3. Der Weg, auf dem die Resultate gewonnen wurden, muß klar erkennbar sein; jedoch hat eine ausführliche Darstellung der Methodik nur dann Wert, wenn sie wesentlich Neues enthält.

4. Jeder Arbeit ist eine kurze Zusammenstellung (höchstens 1 Seite) der wesentlichen Ergebnisse anzufügen.

5. Von jeder Versuchsart bzw. von jedem Tatsachenbestand ist in der Regel nur *ein* Protokoll im Telegrammstil als Beispiel in knappster Form mitzuteilen. Das übrige Beweismaterial kann im Text oder, wenn dies nicht zu umgehen ist, in Tabellenform gebracht werden; dabei müssen aber zu umfangreiche tabellarische Zusammenstellungen unbedingt vermieden werden. Es wird empfohlen, durch eine Fußnote darauf hinzuweisen, in welchem Institut das gesamte Beweismaterial eingesehen oder angefordert werden kann.

6. Die Abbildungen sind auf das Notwendigste zu beschränken. Entscheidend für die Frage, ob Bild oder Text, ist im Zweifelsfall die Platzersparnis. Kurze, aber erschöpfende Figurenunterschriften erübrigen nochmalige Beschreibung im Text. Für jede Versuchsart, jedes Präparat ist nur *ein* gleichartiges Bild, Kurve u. ä. zulässig. Unzulässig ist im allgemeinen die *doppelte* Darstellung in Tabelle und Kurve. *Farbige* Bilder können nur in Ausnahmefällen Aufnahme finden. Didaktische Gesichtspunkte bleiben hierbei außer Betracht, da die Aufsätze in den Archiven nicht von Anfängern gelesen werden.

7. Literaturangaben, die nur im Text berücksichtigte Arbeiten enthalten dürfen, erfolgen mit vollständigem Titel der Arbeit, Zeitschriftentitel (in der Abkürzung nach den World Medical Periodicals), Band-, Seiten- und Jahreszahl. Die Literaturangaben sind am Schluß der Arbeit nach den Autorennamen *alphabetisch* anzuordnen und nicht zu numerieren. Werden mehrere Arbeiten des gleichen Autors zitiert, so ist an der betreffenden Stelle im Text eine in Klammer gesetzte 1, 2 bzw. 3 hinter dem Autorennamen einzufügen. Im Literaturverzeichnis steht diese Zahl, ebenfalls in Klammern gesetzt, vor der betreffenden Arbeit. Bücher müssen mit vollem Titel, Auflage, Ort, Verlag und Jahr zitiert werden.

8. Die Beschreibung von Methodik, Protokollen und anderen weniger wichtigen Teilen ist für *Kleindruck* vorzumerken. Die Lesbarkeit des Wesentlichen wird hierdurch gehoben.

9. Das Zerlegen einer Arbeit in mehrere Mitteilungen, um sie kürzer erscheinen zu lassen, ist unzulässig.

10. Doppeltitel sind aus bibliographischen Gründen unerwünscht. Das gilt insbesondere, wenn die Autoren in Ober- und Untertitel einer Arbeit nicht die gleichen sind.

11. An *Dissertationen*, soweit deren Aufnahme überhaupt zulässig erscheint, werden nach Form und Inhalt dieselben Anforderungen gestellt wie an andere Arbeiten. Danksagungen an Institutsleiter, Dozenten usw. werden nicht abgedruckt. Zulässig hingegen sind einzeilige Fußnoten, mit der Mitteilung, wer die Arbeit angeregt, und geleitet hat oder wem die Mittel verdankt werden. *Festschriften* und *Monographien* gehören nicht in den Rahmen einer Zeitschrift.

RIBBERTs

Lehrbuch der allgemeinen Pathologie und der pathologischen Anatomie

Von Dr. HERWIG HAMPERL,

o. Professor, Direktor des Pathologischen Institutes der Universität Bonn

24./25. neu bearbeitete Auflage
Mit 660 Abbildungen. XII, 796 Seiten Gr.-8°. 1960.
Ganzleinen DM 68,—

INHALTSÜBERSICHT

Einleitung · Allgemeine Ätiologie: Unbelebte äußere Krankheitsursachen. Belebte äußere Krankheitsursachen. Innere Krankheitsbedingungen (bzw. Ursachen) · Allgemeine pathologische Anatomie: Störungen der Entwicklung (Mißbildungen). Örtliche Störungen des Kreislaufs. Krankhafte Veränderungen der Zellen und Gewebe. Die Wiederherstellung der geschädigten Gewebe. Die Heilung der Krankheiten. Die Entzündung. Infektionserreger, Infektionskrankheiten, Granulome. Geschwülste (Allgemeines). Arten der Geschwülste · Spezielle pathologische Anatomie: Kreislauforgane. Blut und blutbildende Gewebe. Drüsen mit innerer Sekretion. Nervensystem. Verdauungsorgane. Atmungsorgane. Harnorgane. Männliche Geschlechtsorgane. Weibliche Geschlechtsorgane. Bewegungsorgane. Haut und Hautdrüsen · Literatur- und Sachverzeichnis.

AUS DEN BESPRECHUNGEN DER 22./23. AUFLAGE

„Wenn ein Lehrbuch wie dieses, das von BIRCH-HIRSCHFELD begründet, von RIBBERT in eine dauerhafte Form gebracht, von MÖNCKEBERG und C. STERNBERG fortgeführt, von HAMPERL völlig überarbeitet worden war, nunmehr in neuer Doppelauflage erscheint, so bedeutet dies ein wahrhaft bemerkenswertes und nicht nur ein seltenes Ereignis. Worin liegt die Langlebigkeit des Werkes begründet? Ist es die weise Begrenzung des Umfanges, der Tenor der Sprache, die Güte der textlichen Didaktik oder die Prägnanz der Abbildungen, was ist es? Was macht dieses Werk zu dem noch heute am meisten gängigen Studentenbuch? Es sind mehrere Gründe, die genannt werden könnten. Viele Kollegen werden gleich dem Rezensenten dieses Lehrbuch in einer der Sternbergschen Auflagen zuerst kennengelernt haben; sie haben es nach Durcharbeitung zur Seite gelegt und sind über ‚den ASCHOFF' zum Kaufmannschen Buche vorgedrungen. Sie werden aber in späteren Jahren zum jetzigen Hamperlschen Buche zurückgegriffen haben, und sei es auch lediglich, um nachzusehen, wie dieser oder jener Sachverhalt geschildert wird. Dieser Umstand ist das Besondere. Das Wie, die Art und Weise der Bewältigung des Stoffes, enthält das Geheimnis des außerordentlichen Erfolges. Es ist HAMPERL besser als seinen Vorgängern gelungen, in schlichter Sprache fast künstlerisch einfach Wichtiges zu sagen... Das Buch wird auch weiterhin seinen verdienten Platz behaupten. Es darf als Repräsentant jenes klassischen Lehrbuchtyps gelten, dessen Anliegen die Übermittlung einer Materialsammlung neben der Erschließung des Verständnisses für die Probleme eines Faches gewesen ist."

Professor DOERR, Kiel, in „Berichte über die allgemeine und spezielle Pathologie"

SPRINGER-VERLAG · BERLIN · GÖTTINGEN · HEIDELBERG

Springer-Verlag, Berlin · Göttingen · Heidelberg. — Druck der Universitätsdruckerei H. Stürtz AG., Würzburg
Printed in Germany